

**Über die Entwicklung des schwarzbraunen Mehlkäfers,
Tribolium destructor Uyttenb.,
in natürlichen und »synthetischen« Diäten
unter besonderer Berücksichtigung
der auf Carnitinunterdosierung beruhenden
histopathologischen Verhältnisse.**

Inaugural-Dissertation
zur Erlangung der Doktorwürde
der Hohen Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Ludwig-Maximilians-Universität
zu München

Vorgelegt von
Eckhard Naton

aus Köln

Oktober 1958



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41555227_0001

**Über die Entwicklung des schwarzbraunen Mehlkäfers,
Tribolium destructor Uyttenb.,
in natürlichen und »synthetischen« Diäten
unter besonderer Berücksichtigung
der auf Carnitinunterdosierung beruhenden
histopathologischen Verhältnisse.**

Inaugural-Dissertation
zur Erlangung der Doktorwürde
der Hohen Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Ludwig-Maximilians-Universität
zu München

Vorgelegt von

Eckhard Naton

aus Köln



Oktober 1958

Berichterstatter:

1. Prof. Dr. A. Koch

2. Prof. Dr. K. Ritter v. Frisch

Tag der mündlichen Prüfung: 26.11.1958

Inhaltsverzeichnis.

Seite:

I. Einleitung.....	1
II. Material und Methoden.....	2
III. Die Aufzucht von <i>T. destructor</i> in natürlichen und "synthetischen" Diäten mit ausreichender Carnitindosierung...	4
1. Die Abhängigkeit der Entwicklungsdauer von der Larvenzahl.....	4
2. Kopfkapselbreiten und Volumina der Corpora allata der verschiedenen Larvenstadien.....	7
3. Diäten.....	12
4. Der normal ausgebildete Darmtraktus der Puppen mittleren Alters.....	13
5. Der normal ausgebildete Darmtraktus der alten Puppen und jungen Imagines.....	17
IV. Die Entwicklung von <i>T. destructor</i> in "synthetischen" Diäten mit Carnitinunterdosierung.....	22
1. Morphologische Schäden.....	22
2. Die Schädigungen des Mitteldarmes.....	23
3. Die Schädigungen der Organe im Bereich des Vorderdarmes.....	25
4. Die Schädigungen des Enddarmes.....	26
5. Die Schädigungen der alten Puppen.....	26
V. Die Aufzucht von <i>T. destructor</i> in "synthetischen" Diäten unter Zugabe von körpereigenen Abfallprodukten.....	28
VI. Diskussion der Ergebnisse.....	29
Zusammenfassung.....	31
Literatur.....	32

I. Einleitung.

Erst im Jahre 1933 wurde die Art *Tribolium destructor* von UYTEN-BOOGAART aufgestellt. Umfangreiche und ins Detail gehende Angaben über die Morphologie und Biologie dieses Käfers macht MATHLEIN (1943). Zu genaueren und speziellen ernährungsphysiologischen Untersuchungen wird *Tribolium destructor* Uyttenb. erst seit dem Jahre 1954 herangezogen. Die drei Arten *Tribolium confusum* Duv., *Tribolium castaneum* Hbst. und *Tribolium destructor* Uyttenb. werden von MAGIS (1954) vergleichend untersucht. Dabei ergab sich, dass sich diese Arten nicht nur morphologisch, sondern auch biochemisch und physiologisch verschieden verhalten. MAGIS benutzte ausser Naturprodukten (verschiedene Mehle aus Weizen, Gerste, Hafer, Mais, Reis u.a.) auch "synthetische" Diäten, durch die der Bedarf an Wirkstoffen festgestellt werden sollte. Jedoch wurde die Aufzucht und Ernährung von Insekten in "synthetischen" Diäten früher schon an den verschiedensten Objekten durchgeführt. Bei Durchsicht der sehr umfangreichen Literatur (nähere Angaben siehe unten) lassen sich mindestens drei grosse Linien herauschälen: Man suchte einen Weg, um die physiologischen Leistungen von symbiontischen Mikroorganismen genauer analysieren und definieren zu können. Es wurde doch wiederholt festgestellt, dass bei diesen Insekten bei Symbiontenverlust charakteristische Ausfallerscheinungen auftreten. (BUCHNER 1930, 1953, KOCH 1933, 1951, 1957. Dort weitere Angaben.)

Bei den Versuchen, Coleopteren "synthetisch" zu ernähren, wurde in grossem Masse die Familie Tenebrionidae herangezogen; besonders beliebte Objekte waren *Tenebrio molitor* L. und *Tribolium confusum* Duv.. Letzterer eignet sich besonders gut zum qualitativen Vitamin-test (FRÖBRICH 1940, FRÖBRICH u. OFFHAUS 1953, KOCH 1951, OFFHAUS 1952 u.a.).

Tribolium destructor wurde nur selten auf "synthetischen" Diäten gezogen (MAGIS 1954), und auch da waren die Diäten nicht vollständig aus chem. reinen Stoffen zusammengesetzt, enthielten sie doch 2 % Weizenkeimöl und Hefe! Es zeigte sich, dass selbst bei optimaler Dosierung aller benötigten Wirkstoffe die Larvenentwicklung der Tenebrioniden durchaus nicht immer, die Imagoentwicklung gar nicht gewährleistet ist. Vielmehr wird dazu ein Faktor benötigt, der zunächst unter dem Namen "Tribolium-Imago-Faktor" in Form von Heferückstand oder Caseinhydrolysat der Diät zugegeben werden musste. Später erwies er sich als durch Carnitin ersetzbar (v. BUDDENBROCK 1956, FRÖBRICH u. OFFHAUS 1952, KOCH, OFFHAUS, SCHWARZ u. BANDIER 1951, MAGIS 1954 u.v.a.).

In dieser Arbeit soll versucht werden, einen Beitrag zur Klärung des Kausalzusammenhanges zwischen Carnitinmangel und Entwicklungsstörungen des schwarzbraunen Mehlkäfers, *Tribolium destructor* Uyttenb., zu liefern.

Ich möchte es nicht versäumen, auch an dieser Stelle meinem Lehrer, Herrn Prof. Dr. Anton Koch, für die Anregung zu dieser Arbeit sowie für sein immerwährendes Interesse am Ablauf der Untersuchungen und seine grosszügige Hilfsbereitschaft herzlich zu danken. Gleichermasse schulde ich dem Vorstand des Zoologischen Institutes, Herrn Prof. Dr. Karl Ritter v. Frisch, für die Ueberlassung eines Arbeitsplatzes und die gewährten Unterstützungen grossen Dank. Ferner danke ich auch der Deutschen Forschungsgemeinschaft für die Ueberlassung von Geräten und Instrumenten.

II. Material und Methoden.

Haltung und Züchtung: Sämtliche Untersuchungen wurden an *Tribolium destructor* Uyttenb. ausgeführt[†]. Die Stammkulturen wurden bei Zimmertemperatur in 1-Liter-Gläsern gehalten. Diese Gefäße waren zu etwa einem Drittel mit einem Gemisch aus Weizenmehl Type 550 und 8 % *Torula-Trockenhefe* gefüllt und mit einem dicht über die Öffnung gespannten Tuch zugebunden. Je nach Bedarf, z.B. bei Uebersättigung, wurde ein Teil der Larven herausgesiebt. Die restlichen Larven, etwa die Hälfte, und alle Imagines kamen dann auf frisches Futter. Die für die Eigewinnung bestimmten Kulturen sowie die Versuchstiere wurden im Thermostaten bei 27°C und 80 % RH gehalten. Die Eier konnten nach der bei FRÖBRICH u. OFFHAUS (1953) für *Tribolium confusum* beschriebenen Methode gewonnen werden; es war aber darauf zu achten, dass bei *T. destructor* ähnlich wie bei *Tenebrio molitor* L. stets ein Teil der Eier am Boden des Gefäßes festklebt. Diese wenigen Eier wurden immer sorgfältig entfernt. Zur Vermeidung des bei ungünstigen Ernährungsbedingungen häufig auftretenden Kannibalismus¹ wurden die Versuchstiere, soweit nicht anders vermerkt, einzeln in Reagensgläsern gezogen, die mit einem lockeren Pfropfen aus Zellstoff verschlossen waren. Die Reagensgläser standen aufrecht in Konservenhüchsen. Für die Ernährungsversuche wurden nur frischgeschlüpfte, also noch weisse Eilarven genommen, die ihre Eischale bereits vollständig abgeworfen hatten. Die erste Kontrolle der Versuchstiere fand erst nach zwei Wochen statt, weil nach CHAPMAN u.a. Störungen der Tiere die Entwicklung verlängern sollen (CHAPMAN 1929, REYNOLDS 1945, MAGIS 1954), Vom Auftreten der Pronymphen ab bis zum Schlüpfen der Imago aber wurden die Versuche täglich kontrolliert.

Die Herstellung der "synthetischen" Diäten erfolgte nach der bei FRAENKEL et al. (1950), FRÖBRICH u. OFFHAUS (1953), ROSENTHAL u. REICHSTEIN (1945) angegebenen Technik. Die Dosierung der verwendeten Wirkstoffe ist jeweils im Text zu ersehen.

Histologie: Die Fixierung der Objekte erfolgte hauptsächlich in CARNOY'scher Flüssigkeit, wobei zur Verhinderung von Schrumpfungen und zur Vermeidung allzugrosser Sprödigkeit die Hälfte der vorgeschriebenen Menge an absolutem Äthylalkohol durch 96 %-igen Alkohol ersetzt wurde. Die Tiere kamen für die Hälfte der vorgesehenen Fixierungsdauer in toto in die Flüssigkeit, dann erst wurden sie in der Flüssigkeit hinter dem Prothorax (Puppen und Imagines) oder hinter dem Metathorax (Larven) durchgeschnitten und zu Ende fixiert. Dadurch konnte vermieden werden, dass aus den Tieren Lymphe und Fettkörper hervorquoll und die Gewebe zu sehr gezerzt und verlagert werden, wie dies bei sofort durchgeschnittenen oder angestochenen Tieren gewöhnlich der Fall ist. Die Einbettung erfolgte über Äthylalkohol → Methylbenzoat in Paraffin nach Mc.Clung, das mit normalem Paraffin vermischt war. Die Schnittstärke betrug 3 µ (Junglarven), 7 µ (Imagines) oder 15 µ für Orientierungsschnitte. Gefärbt wurde in der Hauptsache mit saurem Hämalaun nach P.MAYER. Daneben kamen auch die Färbungen mit Azan nach HEIDENHAIN und GOMORI's Chromalaun-Hämatoxylin-Phloxinfärbung zur Anwendung. Für die letztgenannte Färbung musste BOUIN-fixiertes Material genommen werden.

[†] Für die Ueberlassung von Anfangskulturen bin ich sowohl Herrn Prof. Dr. Anton Koch als auch Herrn H. Bollow von der Bayer. Landesanstalt f. Pflanzenbau u. Pflanzenschutz in München zu Dank verpflichtet.

Messungen und Zeichnungen: Die Kopfkapselbreiten der Larven wurden an betäubten Tieren mit dem Okularmikrometer gemessen, und zwar an der breitesten Stelle der Kopfkapsel bei Dorsalansicht. Die Volumina der Corpora allata wurden in Anlehnung an HULTIN (1947) aus Umrisszeichnungen berechnet. Nähere Angaben sind im folgenden zu ersehen. Die histologischen Zeichnungen wurden mit dem Abbéschen Zeichenapparat angefertigt, wobei entweder in Objektischhöhe oder in normaler Tischhöhe gezeichnet wurde. An Hand von Serienzeichnungen von Querschnitten, die mit Hilfe des Projektionsmikroskopes entworfen wurden, konnte der Darmverlauf im Sagittalschnitt genau rekonstruiert werden. Zur grösseren Anschaulichkeit wurden an Hand dieser Zeichnungen Plastillinmodelle hergestellt.

III. Die Aufzucht von *T. destructor* in natürlichen und "synthetischen" Diäten mit ausreichender Carnitindosierung.

1. Die Abhängigkeit der Entwicklungsdauer von der Larvenzahl.

Um eine Ausgangsbasis für die Beurteilung sämtlicher folgender Versuche zu bekommen, war es nötig, die gesamte Entwicklungsdauer von *T. destructor* unter den gleichen Bedingungen festzustellen, unter denen später die Versuche ausgeführt werden sollten. Es galt also, die Frage zu klären, wie die Tiere in natürlichem Futter auf die gewählte Hydratur von 80 % RH und die Temperatur von 27°C reagieren. Dies war notwendig, da die bisherigen Ergebnisse früherer Autoren infolge verschieden gewählter Bedingungen stark variierten. Der Uebersichtlichkeit halber möge dies durch Tab.1 verdeutlicht werden.

	Kürzeste Larvenzeit			Puppenruhe		
	Temp.°C	RH in %	Tage	Temp.°C	RH in %	Tage
Havelka u. Winkler:				27 - 29 18 - 22	77 --	9 -18
Magis :	27	70	34 ^{†)}			
Mathlein :	28	70 - 80	31	28	70 - 80	9
	25 - 26	70 - 80	47			
Reynolds :	25	50 - 60	38			

Tab. 1. Uebersicht der Ergebnisse verschiedener Autoren.

^{†)} = Hier handelte es sich um eine "synthetische" Diät.

Wenn nun trotz der relativ geringen Differenzen in den Aufzuchtbedingungen z.T. erhebliche Unterschiede in der larvalen Entwicklungsdauer auftreten, so ist dafür hauptsächlich, wenn nicht gar allein, das den Larven gebotene Nährsubstrat verantwortlich. Dass prinzipiell durch diesen Faktor allein die Entwicklungsdauer entscheidend beeinflusst werden kann, hat MAGIS (1954) nachgewiesen.

So ist es auch erklärlich, dass die in meinem Versuch verwendeten Tiere eine durchschnittliche larvale Entwicklungsdauer von 28 Tagen zeigten; die kürzeste Zeit betrug 26 Tage bei 27°C und 80 % RH ^{†)}, wie eingangs erwähnt. Die Tiere wurden dabei wie die Stammkulturen mit Weizenmehl Type 550 und 8 % *Torula*-Trockenhefe ernährt und befanden sich in Einzelhaft. Diese Tatsache muss besonders berücksichtigt werden, da nach Angaben verschiedener Autoren selbst die Aufzucht von nur zwei Tieren in einem relativ engen Gefäss ganz andere Entwicklungszeiten bedingt. Den ersten Hinweis gibt CHAPMAN (1931), (zit. n. MAGIS 1954), der an *T. confusum* feststellte, dass häufiges Manipulieren mit den Larven bei den Kontrollen die Entwicklung stört und verlängert. PARK (1935) stellte eine weitere Quelle für eine Entwicklungsverzögerung bei *T. confusum* fest: Er verfütterte den Larven "conditioned flour", also ein Mehl, auf dem schon vorher Kulturen grossgezogen waren und das demgemäss nicht mehr den vollen Wert des frischen Mehles besass ^{††)}. Ausserdem wurde die Sterblichkeit erhöht. Das Gewicht der sich trotzdem noch normal entwickelnden Imagines war gleich (PARK 1936) oder, bei hoher Bevölkerungsdichte, etwas geringer als das der normal genährten Tiere (PARK 1938). Später wurde der Beweis erbracht, dass nicht etwa eine hohe Bevölkerungsdichte die Entwicklungsverzögerung bedinge, sondern das "conditioned flour" (PARK, MILLER u. LUTHERMAN

^{†)} = Es wurde darauf geachtet, dass keine Schimmelbildung eintrat.

^{††)} = I. SCHWARZ, die über ein sehr grosses Versuchsmaterial verfügt, kann diese Beobachtungen PARK's nicht bestätigen. Die Versuchstiere entwickelten sich in wiederholt benutzten Diäten genau so rasch wie in frischen (n. mündl. Mitt.).

1939). MATHLEIN (1943) beobachtete an *T. destructor* eine Larvenzeitverlängerung, wenn er ausgewachsene Larven daran hinderte, sich in Mehl einzugraben oder in Ritzen zu verkriechen. Von einer Anzahl Larven, denen viel Mehl zur Verfügung stand, hatten sich in einem bestimmten Zeitraum mehr Tiere verpuppt als von der gleichen Zahl Larven, die nur wenig Mehl hatten. Später griffen GUNN u. KNIGHT (1945) dieses Problem nochmals auf und beobachteten an *Ptinus tectus* eine Verlängerung der larvalen Entwicklungszeit, wenn mehr als ein Tier in einem Behälter aufgezogen wurde. Die Autoren führen diese Verzögerung auf einen "Gruppeneffekt" und nicht auf "conditioned flour" zurück. Im gleichen Jahr veröffentlichte REYNOLDS (1945) eine Mitteilung, wonach es bei *T. destructor* im Gegensatz zu *T. confusum* keine jahreszeitlichen Schwankungen der Entwicklungsdauer gibt. Gleichzeitig gibt er die Bestätigung, dass sich einzelne aufwachsende Larven schneller entwickeln als vier Exemplare in einem Glas. Die letzte Angabe wird von MAGIS (1954) bestätigt und dahingehend präzisiert, dass die Entwicklungszeit bis zur Vorpuppe verlängert wird. Es finden sich aber bei keinem Autor Angaben darüber, in welcher Art die Entwicklungsverzögerung vor sich geht: Denn sowohl eine allgemeine Verringerung der Wachstumsgeschwindigkeit (= längere Dauer der einzelnen Larvenstadien) als auch eine Vermehrung der Larvenstadien kann eine Verlängerung der Zeitspanne vom Schlüpfen der Eilarve bis zum Auftreten der Vorpuppe bedingen. Auf Grund eigener Versuche kann zunächst eine allgemeine Verlängerung der Entwicklungszeit bestätigt werden. Es wurden dazu Versuche mit Tieren in Einzelhaft, Versuche mit je zwei Tieren in einem Reagensglas und Versuche mit vielen Larven in einer Petrischale vom Ø 11 cm durchgeführt. Wie aus Fig. 1 hervorgeht, ergab sich folgendes Bild: Tiere in Einzelhaft verpuppten sich frühestens am 24. Tag, und bis zum 33. Tag waren alle verpuppt. Der Verpuppungstermin ist also relativ eng umgrenzt. Befinden sich zwei Tiere in einem Glas, setzt die Verpuppung später ein, frühestens am 34. Tag. Der Schwankungsbereich ist aber wesentlich grösser, wenn auch letztlich alle Tiere zur Verpuppung kamen. Dies war bei den Massenversuchen durchaus nicht der Fall. Schon der früheste Verpuppungstermin lag noch später, nämlich erst am 43. Tag, also zu einem Zeitpunkt, wo bei Einzeltieren schon die Imagines auftraten. Der Schwankungsbereich erstreckte sich bis zum 100. Tag. Ältere Larven kamen nicht mehr zur Verpuppung, sondern starben schliesslich an Erschöpfung. Interessant in diesem Zusammenhang ist, dass man Tiere aus Massenversuchen innerhalb von einer Woche zur Verpuppung bringen kann, wenn man sie aus den Kulturen herausnimmt und in Einzelhaft setzt. Tiere in Einzelversuchen hatten sich ca. 20 Tage früher verpuppt. Aus weiteren Versuchen ergab sich, dass bei Doppelbesetzung die Zahl der Larvenstadien die gleiche ist wie bei Einzeltieren, nämlich 7, während die Entwicklungsgeschwindigkeit etwas gehemmt sein kann, sodass das 7. Larvenstadium von den zu zweit in einem Glas lebenden Tieren einige wenige

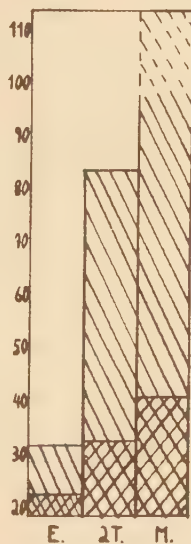


Fig. 1

E = Einzeltiere. 2 T = Zwei Tiere in einem Glas. M = Massenversuch. Kreuzlinien = Mindestlarvenzeit. Schräglinien = Schwankung des Verpuppungstermins. Strichellinien = Lebensdauer der Larven, die nicht mehr zur Metamorphose kommen.

Tage später erreicht werden kann als von den Einzeltieren. Da es sich aber dabei um durchschnittlich 3 - 5 Tage handelt, kann das nicht der ausschlaggebende Faktor für das verspätete Auftreten der Puppe sein. Andererseits findet bei diesen Tieren eine überzählige Häutung nicht statt, während bei den Massenversuchstieren die Verhältnisse etwas anders liegen: Abgesehen von der auch hier auftretenden geringen Larvenstadienverlängerung kann eine weitere Häutung zu einem 8. Larvenstadium bei etwa $1/10$ - $1/5$ der Tiere auftreten. Doch auch dieses macht nicht soviel aus, dass eine Verpuppungsverzögerung bis zu 75 Tagen damit zu erklären wäre; normalerweise dauert beim Einzelversuch ein Larvenstadium nur drei Tage. Es handelt sich demzufolge nur um eine Verlängerung des 7. Larvenstadiums. Bei genauerer Beobachtung dieses letzten Larvenstadiums lässt sich erkennen, dass die Larve zunächst noch frisst, bald aber von einer, schon von MATHLEIN (1943) bemerkten, "Wanderlust" befallen wird und wie suchend meist auf dem Nährsubstrat umherkriecht. Im Normalfall dauert diese Wanderzeit etwa 5 Tage, danach tritt die Verpuppung ein. Ist die Larve jedoch mit einem anderen Partner in einem Reagensglas, dann wird jede der zwei Larven durch den ebenfalls wandernden Partner immer wieder gestört und zu neuen Wanderungen veranlasst. Diese gegenseitige Störung ist wohl der ausschlaggebende, verzögernde Faktor. So ist es verständlich, dass beim Massenversuch, infolge der erhöhten Zahl der Tiere, die Störungen noch häufiger sind und sich deshalb auch stärker auswirken. So wurden von mir Wanderzeiten von über fünf Wochen beobachtet! Der an sich berechtigte Einwand, dass diese Vorgänge auch durch einen Mangel an bestimmten Stoffen in der Nahrung oder durch das "conditioned flour" PARK's zustande kommen können, kann dadurch widerlegt werden, dass man auf der gleichen Diät, im gleichen Reagensglas, in dem zuerst zwei Larven gleichzeitig lebten und die verstärkte Wanderlust und damit die Verpuppungsverzögerung zeigten, hinterher nacheinander drei Larven hochziehen kann, und bei jeder von diesen drei Larven tritt die Verpuppung zu dem für Einzeltiere normalen Zeitpunkt ein.

Es erhebt sich ausserdem noch die Frage nach dem biologischen Sinn der Wanderungen. MATHLEIN (1943) beobachtete, dass sich die Larven später verpuppten, wenn man sie hindert, sich in Mehl einzugraben (siehe oben). Er setzte dazu Petrischalen mit je 20 Larven an, bei denen der Boden gerade noch mit Mehl dünn bedeckt war. Andere Schalen waren ganz mit Mehl gefüllt. Diese Versuchsanordnung lässt aber doch wohl ein etwas anderes Bild entstehen, als wenn er statt 20 Larven 70 genommen hätte. Die hätten sich zwar genau so vergraben und doch wäre bei ihnen die Verpuppungsverzögerung der Tiere aus Massenversuchen aufgetreten, die für viele Tiere mit dem Tode endet. Wird aber diesen 70 Tieren zwar weniger Mehl gegeben ($1/8$ der vorigen Menge), dafür aber einige Stücke von abgestorbenem, morschen Fichtenholz, dann bohren sich die Larven in das Holz, nagen sich Puppenwiegen aus und verpuppen sich wesentlich schneller als die Tiere, die keine Holzstücke zum Einbohren haben. Die Wanderlust bewirkt demnach unter natürlichen Bedingungen, dass die Tiere sich auf ein grösseres Gebiet verteilen und Verstecke finden, in denen sich die Metamorphose ungestört vollziehen kann.

2. Kopfkapselbreiten und Volumina der Corpora allata der verschiedenen Larvenstadien.

Es ist selbstverständlich, dass die sicherste Methode der Bestimmung von Larvenstadien darin besteht, ab ovo einzeln aufgezogene Larven alle 2 - 3 Tage abzusieben und die Exuvien zu sammeln und zu zählen. Dieses Vorgehen ist aber nicht nur zeitraubend, sondern meist nicht anwendbar, da aus bereits dargelegten Gründen eine Störung der Tiere vermieden werden soll. Es war deswegen ein wichtiger Hinweis, dass bei *T. confusum* die einzelnen Larvenstadien nach der Kopfkapselbreite bestimmt werden können (PARK 1934). Bei eigenen Messungen an *T. destructor* wurden für jedes Stadium 100 Tiere herangezogen; die daraus sich ergebenden Durchschnittswerte sind mit den Angaben der Streubreite und den Werten der durchschnittlichen Zunahme aus Tab. 2 ersichtlich.

	Breite	Streuung	Zunahme
1. Stadium	215 μ	195 - 255 μ	70 μ
2. "	285 "	256 - 308 "	63 "
3. "	348 "	308 - 369 "	102 "
4. "	450 "	374 - 543 "	180 "
5. "	630 "	564 - 682 "	145 "
6. "	775 "	692 - 820 "	80 "
7. "	855 "	815 - 917 "	93 "
8. "	948 "	897 - 1026 "	

Tab. 2. Die Kopfkapselbreiten der einzelnen Larvenstadien.

^{*)} = MATHLEIN (1943) gibt für Eilarven einen Wert von 200 μ an.

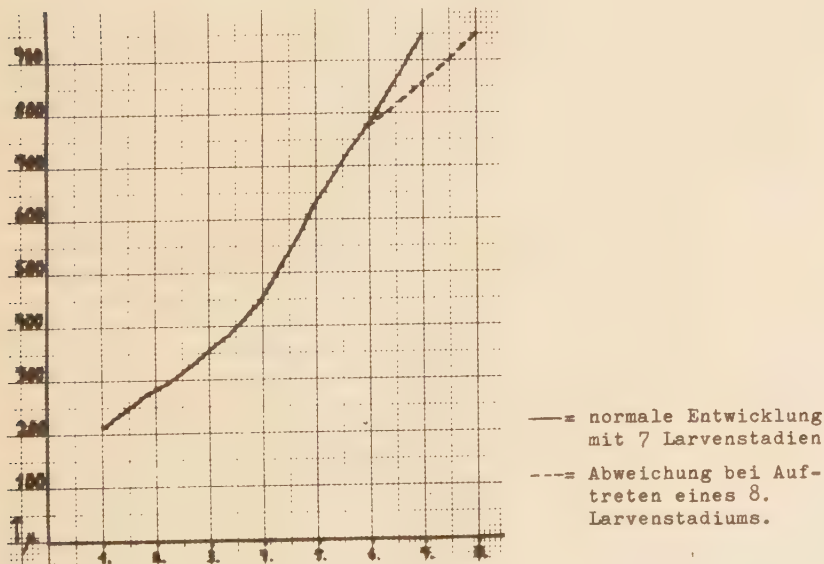


Fig. 2.
Durchschnittl. Zunahme der Kopf-
kapselbreiten.

Vergleicht man nun die Werte der Reihen der durchschnittlichen Grössen und die der durchschnittlichen Zunahmen untereinander, so fällt auf, dass die Zunahme vom 6. zum 7. Stadium und vom 7. zum 8. Stadium bemerkenswert niedrig gegenüber den beiden vorhergehenden Werten ist. Dies kommt auch in Fig. 2 zum Ausdruck. Wenn man vom 1. - 6. Stadium einschliesslich die durchgezogene Linie und ab 6. Stadium die gestrichelte Linie betrachtet, ergibt sich dabei eine leicht S - förmig geschwungene Kurve, bei der der Mittelteil der grössten Kopfkapselbreitenzunahme vom 3. - 6. Stadium entspricht. Daraus geht hervor, dass der Ausbildung eines 8. Larvenstadiums nicht mehr die normalen Verhältnisse zugrunde liegen. Wie oben gezeigt wurde, konnte ja das 8. Larvenstadium bisher nur in ausreichend ernährten Massenkulturen beobachtet werden. Es soll aber in diesem Zusammenhang nicht unerwähnt bleiben, dass es MATHLEIN (1943) gelang, unter schlechten Bedingungen 12 oder mehr Larvenhäutungen zu erzwingen. Aus der Darstellung ergibt sich aber weiterhin, dass im normalen Entwicklungsgang die Kopfkapselbreite des letzten, also siebenten Stadiums genau so gross ist wie die des achten Stadiums = des letzten Stadiums der verlängerten Entwicklung. Die durchschnittliche Grössenzunahme liegt zudem bei einem Wert, der durchaus den beiden ihm vorausgehenden Werten entspricht. Die Kurve lässt also im normalen Entwicklungsgang der Larven die Abschwächung der Zunahme der Kopfkapselbreiten vermissen. Zur Klärung dieser etwas überraschenden Verhältnisse wurden folgende Versuche durchgeführt: Aus Massenkulturen wurden Larven des 6. Stadiums isoliert und in Einzelhaft beobachtet. Nach der Häutung zur Larve des 7. Stadiums zeigte es sich, dass der grössere Teil dieser Larven eine Kopfkapselbreite des Endwertes besass, während die restlichen 10 - 20 % die kleinere Kopfkapselbreite hatten. Diese Tiere verpuppten sich noch nicht bei der nächsten Häutung, wie die anderen, sondern sie häuteten sich zur Larve des 8. Stadiums, die nun auch den Endwert der Kopfkapselbreite aufwiesen. Erst in der darauffolgenden Häutung verpuppten sie sich. Wurden aus Massenkulturen nur Larven des 7. Stadiums mit kleinem Wert isoliert, so mussten auch sie alle noch ein weiteres Larvenstadium durchlaufen, ehe sie sich verpuppten. Aus diesen Ergebnissen lässt sich folgern, dass von einer Larve, deren Kopfkapselbreite den Endwert hat, nicht gesagt werden kann, ob sie sechs oder sieben Larvenhäutungen durchgemacht hat. Andererseits ist für beide Fälle, für die normale Entwicklung, wie für die Entwicklung mit 8 Larvenstadien, die Kopfkapsel des 6. Stadiums gleich breit. Es wäre demnach vielleicht der Schluss berechtigt, dass beim abweichenden Entwicklungsgang zwar kein Larvenstadium angehängt, sondern eines zwischen geschoben wird. Das 7. Stadium wäre ein eingefügtes Stadium, wodurch sich auch der in der Mitte zwischen den Werten für das 6. und für das 8. Stadium (= Endstadium) liegende Wert erklärt. Aus theoretischen Erwägungen lässt sich die Möglichkeit eines solchen Geschehens durch Vergleich der Häufigkeitskurven für die einzelnen Larvenstadien in Betracht ziehen. In den beiden ersten Stadien, bei denen infolge der geringen Grösse der Tiere wohl kaum eine besondere gegenseitige Beeinflussung zu erwarten ist, haben die Kurven einen einheitlichen Verlauf. Doch zeigt die erste Kurve, dass die Schwankungsbreite der Kopfkapseln der Eilarven doch recht beträchtlich ist. Das 4. Stadium hat dagegen eine auffallend grosse Streuung, die m.E. vielleicht dazu führen könnte, dass das 7. Stadium (= Zwischenstadium) von den Tieren durchlaufen werden muss, die im

5. und 6. Stadium im Wachstum etwas zurückgeblieben sind und daher einen innerhalb der Streuungsbreite liegenden relativ geringen Wert der Kopfkapselbreite aufweisen. Gleichzeitig fände die Dreigipfelig-

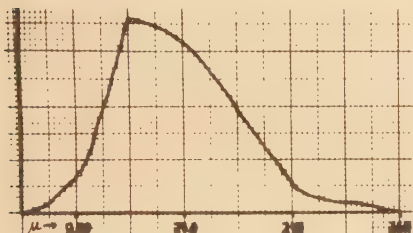


Fig. 3.

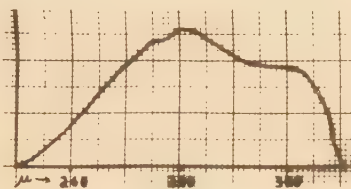


Fig. 4.

Häufigkeitskurven der Kopfkapselbreiten des 1. u. 2. Larvenstadiums. Breitenangaben in μ .

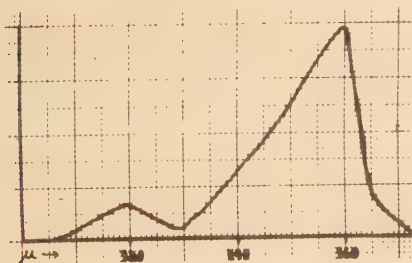


Fig. 5.

Häufigkeitskurve der Kopfkapselbreiten des 3. Larvenstadiums. Breitenangaben in μ .

keit des 8. Stadiums (= Endstadiums) darin eine Erklärung, dass ein Teil der Tiere dieses Stadium vom 6. Stadium aus in einem Häutungsschritt erreicht und die anderen Tiere dazu zwei Häutungsschritte benötigen. Es erhebt sich die Frage, ob sich nicht die Einschiebung des Zwischenstadiums auch noch durch andere Indizien nachweisen lässt. Dazu könnten sich nach den bisherigen Erfahrungen sehr gut die Corpora allata eignen. Es ist ja bekannt, dass diese endokrinen Drüsen Hormone liefern, die bei den Häutungen eine wichtige Rolle

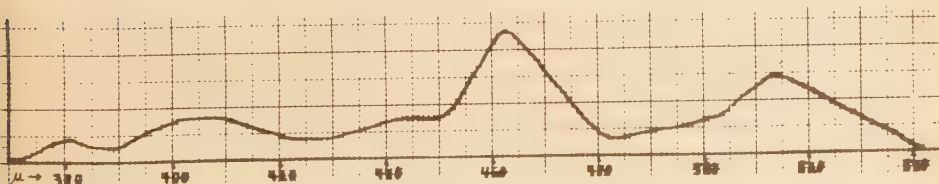


Fig. 6.

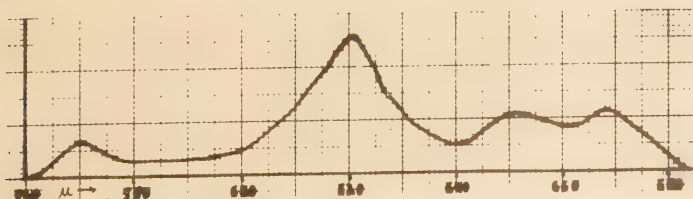


Fig. 7.

Häufigkeitskurven der Kopfkapselbreiten des 4. u. 5. Larvenstadiums. Breitenangaben in μ .

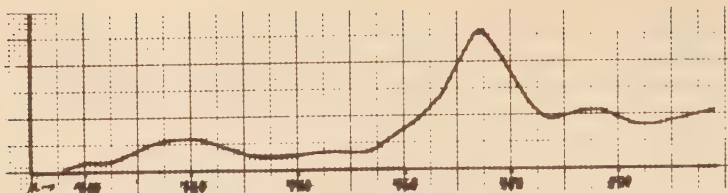


Fig. 8.

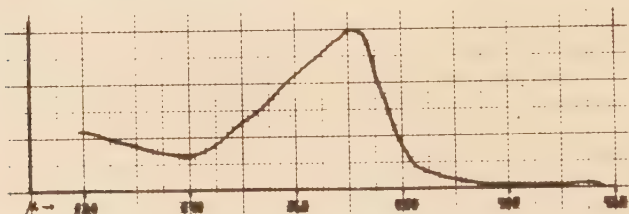


Fig. 9.

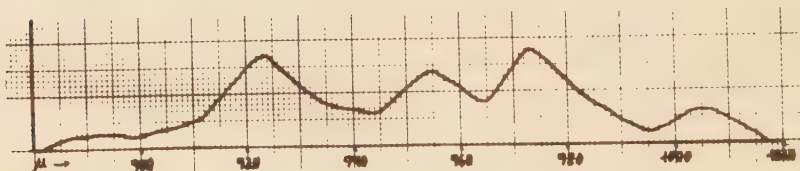


Fig. 10.

Häufigkeitskurven der Kopfkapselbreiten des 6., 7. u. 8. Larvenstadiums (7. Stadium = Zwischenstadium). Breitenangaben in μ .

spielen (BODENSTEIN 1954, HANSTROEM 1941, HULTIN 1947, NABERT 1913, PFLUGFELDER 1937, 1938, 1941, 1952, PIEPHO 1943, REHM 1951, SCHARER 1946, WIGGLESWORTH 1937 u.v.a.). Andererseits wachsen sie im Laufe der Larvenentwicklung stetig heran. Zur Bestimmung der Volumina wurden für jedes Entwicklungsstadium etwa 30 Corpora allata untersucht; die Ergebnisse gehen aus Tab. 3 hervor. Dabei zeigt sich, dass sich das Zwischenstadium deutlich heraushebt. Es wird für das 7. Stadium (= Zwischenstadium) ein niedrigerer Wert gemessen als für das 6. und sogar für das 5. Stadium. Es muss aber an dieser Stelle ausdrücklich betont werden, dass dies Durchschnittswerte sind. Infolge der starken Aktivität der Drüsen treten innerhalb eines Häutungsstadiums sehr starke Schwankungen im Volumen auf, wie dies aus den Streuungen hervorgeht. Deswegen ist es auch an Hand eines Einzelwertes völlig unmöglich, eine sichere Angabe über das Larvenstadium zu machen. Erst eine grössere Anzahl von Messungen von Tieren, welche den Kopfkapselbreiten nach einwandfrei vom gleichen Stadium aufzustellen und die Volumenverhältnisse der einzelnen Stadien zu einander zu verfolgen. Ausserdem muss darauf hingewiesen werden, dass sich bei diesem Material nicht ein Standard-Wert aufstellen lässt; man muss damit rechnen, dass in einer ähnlichen Weise

physiologische Schwankungen bei gleicher Aktivität auftreten, wie sie BUXTON (1930) für den Wassergehalt der Larven des Mehlkäfers *Tenebrio molitor* L. fand.

	Durchschnittl. Vol.	Streuung
1. Stadium	570	300 - 800
2. "	720	400 - 1 100
3. "	850	400 - 1 200
4. "	1 280	600 - 2 600
5. "	2 850	1 500 - 5 500
6. "	3 135	1 100 - 4 200
7. (Zwisch.)	2 720	2 000 - 3 500
8. (Endst.)	3 480	2 100 - 5 800
Vorpuppe	4 200	2 300 - 8 000
Junge Puppe	14 520	7 000 - 22 000
Mittl. Puppe	19 240	13 000 - 23 000
Alte Puppe	14 600	9 000 - 19 000
Junge Imago	12 450	8 000 - 17 000
Alte Imago	21 850	13 000 - 37 000

Tab. 3. Corpora allata - Volumina in μ^3 .

Es soll hier nicht entschieden werden, ob die Einschaltung eines Zwischenstadiums (= 7. Stadium) auf hormonale Einflüsse zurückgeführt werden kann, die von den Corpora allata gesteuert werden, oder ob andere Faktoren dabei eine Rolle spielen. Jedoch ist es vielleicht nicht uninteressant, die Zunahmekurve der Corpora allata mit der der Kopfkapselbreiten zu vergleichen (Fig. 2. u. Fig. 11.).

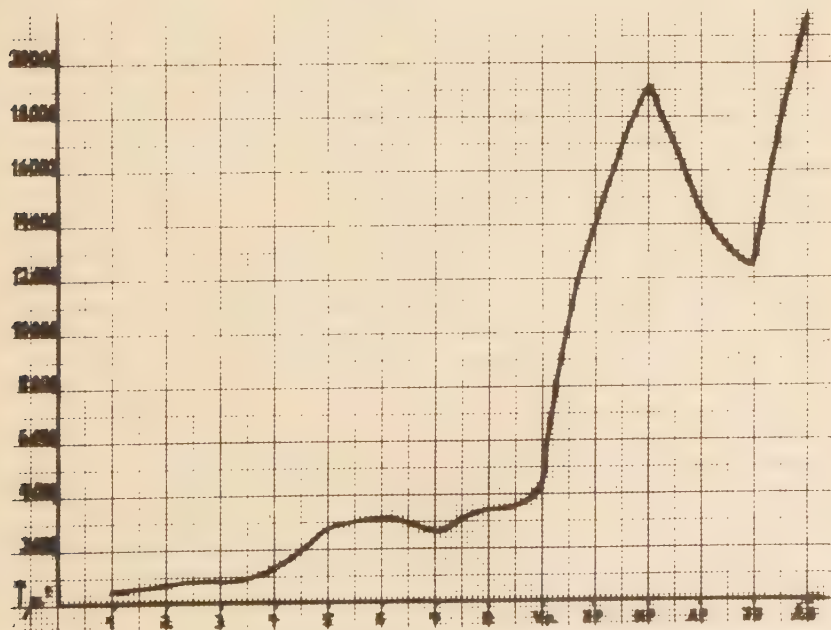


Fig. 11. Durchschnittl. Zunahme der Volumina der Corpora allata während der Gesamtentwicklung.

1 - 8 = Larvenstadien AP. = Alte Puppe
 Vp. = Vorpuppe JJ. = Junge Imago
 JP. = Junge Puppe AJ. = Alte Imago
 MP. = Mittl. Puppe

In beiden Fällen tritt eine Vergrösserung der Zunahme zum 4. und 5. Stadium ein; während sich aber die Kopfkapseln kontinuierlich in einer stärkeren Masse vergrössern, als es zum 2. und 3. Stadium der Fall war, nehmen die Corpora allata - Volumina nach dem 5. Stadium wieder in geringerem Masse zu. Dieses geringere Wachstum wird aber später durch eine sprunghafte Grössenzunahme in der ersten Hälfte des Puppenstadiums ausgeglichen. Später nimmt das Volumen zwar ab, sinkt aber nicht mehr auf den Wert des Larvenendstadiums, sondern nimmt in der Imago wieder zu, wobei nach PALM (1949) geschlechtlich bedingte Grössenunterschiede auftreten.

3. Diäten.

Neben der oben erwähnten natürlichen Diät (Mehl + 8 % Trockenhefe) wurde eine "synthetische" Diät verfüttert, die auf Grund langwieriger Vorversuche und unter Auswertung der Erfahrungen von FRAENKEL (1951), FRAENKEL et al. (1950), FRÖBRICH (1953, 1954), FRÖBRICH u. OFFHAUS (1952, 1953), HINTON (1956), KAUDEWITZ (1953), KOCH (1956), LECLERCQ (1949), LEMONDE u. BERNARD (1951), MAGIS (1954), OFFHAUS (1952), ROSENTHAL u. REICHSTEIN (1945) u. v. a. in ihrem Nähr- und Wuchsstoffgehalt so der natürlichen Nahrung angepasst werden konnte, dass unter den angegebenen Bedingungen die gleiche Entwicklungsgeschwindigkeit erzielt wurde wie bei natürlicher Ernährung. Dadurch wurde eine unmittelbare Vergleichbarkeit der Diäten bzw. ihrer Auswirkungen ermöglicht. Als Grunddiät diente dabei ein Gemisch von

65 g Reisstärke, vitaminfrei (Firma E. Remy & Cie., Louvain)

35 g Casein, vitaminfrei (Hoffmann - La Roche AG, Grenzach)

5 g Salzgemisch n. Mc.Collum

Dazu kamen je Gramm Diät:

Cholesterin	10 mg
Aneurin	50 γ
Lactoflavin	25 γ
Pyridoxin	50 γ
Nicotinsäureamid	100 γ
Ca-Pantothenat	100 γ
Folsäure	2,5 γ
Mesoinosit	100 γ
p-Aminobenzoës.	10 γ
Cholinchlorid	250 γ
Biotin	0,5 γ
Vit. B ₁₂	1 γ

Ausserdem kamen auf 1 Gramm dieser Diät entweder 10 mg Heferückstand oder 25 mg Caseinhydrolysat oder 3 γ Carnitin. Aus der Tatsache, dass die Entwicklungsgeschwindigkeit bei Carnitinzugabe fast genau so gross war wie bei der Zugabe von Heferückstand als Carnitinquelle, ergibt sich, dass Vitaminspuren im Heferückstand für die Ernährung in diesem Falle keine Bedeutung haben. Man kann demnach diese "synthetische" Diät als eine optimale bezeichnen.

4. Der normal ausgebildete Darmtraktus der Puppen mittleren Alters.

Um die mannigfachen Veränderungen am Darmtrakt verständlich zu machen, möchte ich zunächst auf den Darm eines normal ernährten Tieres genauer eingehen. An Hand der Fig. 12 seien Morphologie und Topographie des imaginalen Darmes kurz beschrieben. Auf einen relativ kurzen und schlanken Vorderdarm, der sich bis in den Prothorax hinein erstreckt, folgt der sackartig erweiterte, gerade verlaufende Mitteldarm, der in seiner ganzen Länge mit zahlreichen Regenerationskrypten versehen ist. Gegen den Anfangsdarm ist er durch die Valvula cardiaca begrenzt, die noch im Prothorax liegt, und endet mit der Valvula pylorica, die aber bereits dem Enddarm angehört. Dieser biegt bald nach der Valvula pylorica nach vorne um und erstreckt sich gelegentlich bis an die hintere Grenze des Metathorax; hier bildet er abermals eine Schleife und führt dann geradegestreckt zum After.

Die in der Fig. 12 eingetragenen, bezifferten Linien geben die verschiedenen, in Mikrophotographien oder Zeichnungen abgebildeten Querschnittebenen an. (Der Abstand zwischen Ebene 8 und 9 beträgt ca. 200μ .)

Auf die verwickelten Prozesse während der Metamorphose, welche grösstenteils auch bei den Tenebrioniden in der Vorpuppe ablaufen (RENGEL 1897), möchte ich nicht eingehen, liegen sie doch nicht mehr im Rahmen dieser Arbeit. Die feinere Histologie sei zunächst an Hand des Darmes einer Puppe mittleren Alters (Anfang des 5. Puppentages) geschildert. In dieser Zeit befindet sich das Epithel des Oesophagus (Querschnitt bei 1 u. Fig. 13) unmittelbar vor der Abscheidung der imaginalen Intima. Die Larvenintima ist abgestossen und liegt zerknittert im Darmlumen. An vier Stellen springt das Zylinderepithel, wie auch bei anderen Insekten, in Gestalt von Längswülsten ins Darmlumen vor. An diesen Stellen sind die Darmepithelzellen besonders hoch. In ihren basalen Teilen befinden sich grosse Vakuolen, wodurch der Eindruck eines "Stelzenzellenepithels" (KUEHN u. PIEPHO, 1938) hervorgerufen wird. Es handelt sich dabei aber nicht um degenerierende Zellen, wofür zuweilen Darmzellen mit basalen Vakuolen gehalten werden (WEYER 1936), sondern um Zellstreifen, die sich später faltenartig ins Darmlumen vorbuchten. Die grossen saftreichen Kerne (Fig. 14) mit randständigem Chromatin sind rund bis schwach elliptisch und in allen Zellen dieses Querschnittes gleich. Häufig ist in ihnen ein Nukleolus zu erkennen. Die Zellgrenzen sind als schwache Membranen gerade noch wahrzunehmen. Das Plasma ist je nach dem funktionellen Zustand der Zelle schaumig vakuolisiert oder faserig und gewöhnlich in den apikalen Bezirken etwas dichter. Die Muscularis ist in diesem Abschnitt des Puppendarmes noch recht dünn und undifferenziert; eine Scheidung von Längs- und Ringmuskulatur ist zu dieser Zeit noch nicht einwandfrei zu erkennen. Der auf den Oesophagus folgende Proventrikel (Fig. 12/2) ist in diesem Stadium nur gering erweitert und im Querschnitt achteckig (Fig. 15). Sein Epithel ist aus kubischen bis niedrig zylindrischen Zellen mit meistens relativ kleinen, dichten, polymorphen Kernen aufgebaut. Charakteristisch ist der breite, helle Hof, welchen diese Kerne besitzen. In Übereinstimmung mit DEGENER (1908), FAUSSEK (1887), FRENZEL (1885), GRESSON (1937) und PALM (1949) halte ich diese Höfe nicht für Schrumpfungshöfe, wie sie gelegentlich bei fehlerhaften Fixierungen auftreten, sondern ich sehe, wie GRESSON (1937) bei den Speicheldrüsenzellen von Tipulalarven, in diesen Hofbildungen Anzeichen einer besonderen Aktivität des Kernes, die hier

möglicherweise mit der an dieser Stelle in Gang befindlichen Abscheidung der Intima in Zusammenhang steht (Fig. 16). Dafür sprechen besonders Querschnitte, bei denen noch nicht alle Kerne dieses Stadium erreicht haben. Streckenweise zeigen die Kerne noch das normale Aussehen und sind denen des Oesophagus (Fig. 14) sehr ähnlich. Im Verhältnis zur Grösse der Vakuolen, in denen die anderen Kerne liegen, sind sie kleiner. Die Vakuolenmembran kann also nicht als die ursprüngliche Kernumgrenzung angesehen werden. Die Abscheidung der Intima findet ausserdem an den Strecken mit normalen Kernen in einem viel schwächeren Masse statt als an den Stellen mit Kernen in Vakuolen. Das grobfaserige Plasma dieser Proventrikelzellen enthält gelegentlich basal Vakuolen. Auch aus der noch geringen Länge der Borsten des Reusenapparates ist zu schliessen, dass die Abscheidung der Intima noch in vollem Gange ist. Die Reste der larvalen Intima sind in dieser Region schon stark verquollen. Die Muscularis des Proventrikels ist kräftiger als im Oesophagus. Sie ist deutlich zweischichtig: Die innere, dem Darmepithel anliegende Zone hat faserige Struktur und kleine dichte Kerne; die darüber liegende Schicht hat grössere lichte Kerne und feinmaschiges Plasma (Fig. 16). Die Längsmuskulatur ist weder hier noch am Oesophagus zu diesem Zeitpunkt mit Sicherheit zu erkennen.

In dem anschliessenden Bereich der Valvula cardiaca springt das Epithel mit vier mächtigen Längsfalten in das Lumen vor, sodass auf Querschnittsbildern eine kleeblattähnliche Figur entsteht (Fig. 17). In diesen vier Falten sind die meisten Kerne mit einem Hof versehen (Fig. 18); in dem zwischen den Falten liegenden Epithelbereich dagegen sind sie normal. Auch hier lässt sich aus dem Verhalten der Kerne auf die beginnende Abscheidung der Intima im Bereich der vier Längsfalten schliessen. Das Plasma des Epithels ist dichter als im Oesophagus, die Zellgrenzen sind daher hier nicht zu erkennen. Der Abstand der Kerne lässt aber auf eine nahezu kubische Gestalt der Zellen schliessen. Einen Gegensatz dazu bilden die zylindrischen, schlanken Zellen des in den Mitteldarm hereinragenden Teiles der Valvula cardiaca, dessen Lage auf Fig. 17 wiedergegeben ist. Es ist ein einschichtiges Epithel, das wie der innere Teil der Valvula cardiaca noch keine Intima trägt. Zwischen den beiden Epithelschichten befindet sich eine kräftige Lage von Muskulatur und Bindegewebe, auf die ich hier nicht näher eingehen will. Im Lumen der Valvula cardiaca treten wieder Reste der larvalen Intima auf.

Der Mitteldarm der 5 Tage alten Puppe ist von seinem Beginn an der Valvula cardiaca an zu einem Sack erweitert, der sich - nach meinen Messungen - in der Höhe des Metathorax etwas verengt, um sich dann nach hinten wieder etwas zu erweitern, ohne aber das ursprüngliche Mass wieder zu erreichen (Tab. 4).

Darmregion	Mesothorax	Metathorax	1. - 2. Abd.segm.
Weite des Darmes	33 % ^{†)}	20,3 %	23,5 %

Tab. 4. Mitteldarmlumen der mittleren Puppe.

^{†)} = Lumen ϕ im Verhältnis zum Gesamt ϕ .

Aus der Arbeit RENGEL's (1897) über *Tenebrio molitor* ist bekannt, dass bei Tenebrioniden zu Beginn des Puppenstadiums "das Käferepithel bereits vollständig gebildet ist", sodass "wesentliche Veränderungen im Mitteldarmepithel überhaupt nicht mehr vorkommen können." Der Autor berichtet nur noch über den Abbruch der Muscularis

und die dadurch bedingte Erweiterung des Darmlumens, sowie über die Neugestaltung der imaginalen Mitteldarmmuskulatur. Dabei wachsen die bisher kubischen Epithelzellen zu zylindrischen aus, sodass bereits einige Zeit vor dem Schlüpfen der Imago das Mitteldarmepithel des Käfers "vollständig fertig" ist. Bei *Tribolium destructor* scheinen die Verhältnisse komplizierter zu sein; im Puppen- und frühen Imaginalstadium lassen sich Veränderungen an Lumen und Epithel beobachten, über die im folgenden berichtet wird.

Die Ausbildung des Mitteldarmepithels ist regional etwas verschieden. Im vorderen Teil des Mitteldarmes (Fig. 12/4) ist etwa $1/5$ bis $1/3$ eines Querschnittes aus kubischen bis schwach zylindrischen Zellen aufgebaut (Fig. 19), wobei es sich in der Mehrzahl der Fälle um die ventrale Partie des Querschnittes handelt. Die übrigen Teile bestehen in der Hauptsache aus stark abgeflachten Zellen (Fig. 20). Sämtliche Zellen sind von grossen, hellen Vakuolen erfüllt, wie sie SCHNEIDER (1955) in besonders starker Masse im larvalen Mitteldarmepithel von *Calandra oryzae* beobachtet hatte, im Gegensatz zu *C. granaria* mit ganz normalem Zylinderepithel. Anzeichen für eine Sekretion des Vakuoleninhaltes konnte ich nicht finden. Alle Kerne erscheinen auf diesen Schnitten kräftig gefärbt (Fig. 20), die Chromatinbrocken sind noch deutlich erkennbar. Die Kryptenschläuche sind nur an den Stellen mit höherem Epithel ausgebildet; an den anderen Stellen mit flachem Epithel befinden sich nur Regenerationsnester in Form von flachen Erhebungen. In der frischgeschlüpfen Puppe tritt dieses flache Epithel in noch viel ausgeprägterem Masse auf und diese flachen Zellen gehen wahrscheinlich später in hohe Epithelzellen über. Die Muscularis hat ihre endgültige Struktur noch nicht erreicht. Die innere Ringmuskelschicht besteht aus dichtliegenden Fasern, deren Kerne an den Stellen mit hohen Epithelzellen zwar lang gestreckt, aber ziemlich schwach gefärbt sind (Fig. 19), an den Stellen mit flachem Epithel sind sie jedoch so stark färbbar, dass ihre Chromatinbrocken kaum zu sehen sind. Die Längsmuskulatur besteht meistens nur aus einem weitmaschigen Verband von Strängen.

Im mittleren Abschnitt (Fig. 12/5) ist das Lumen, wie schon erwähnt, geringer und wird im ganzen Querschnitt durch ein hohes Epithel begrenzt. Die Zellen sind etwas schlanker als die des höheren Epithels des vorderen Bereiches (Fig. 19 u. 20). Das Plasma enthält sehr viele Vakuolen, die apikal besonders gross sind. Die Kerne sind stark färbbar, das Chromatin bleibt aber noch deutlich erkennbar. Die Muscularis ist an dieser Stelle in Längs- und Ringmuskulatur geschieden. Die beiden Muskelschichten sind hier gleich stark und enthalten ebenfalls stark angefärbte Kerne (Fig. 21).

Im hinteren Bereich des Mitteldarmes (Fig. 12/6) sind die Epithelzellen ausserordentlich abgeflacht (Fig. 22). Die Zellgrenzen sind sehr undeutlich; die Kerne sind so stark abgeplattet und so kräftig gefärbt, dass ich nur mit grossen Schwierigkeiten Einzelheiten der Kernstruktur erkennen konnte. Die Muscularis ist zu diesem Zeitpunkt noch nicht in Längs- und Ringmuskeln differenziert, ihre Kerne haben die gleiche Struktur wie die Kerne des Darmepithels. Das Lumen des ganzen Mitteldarmes ist immer mit einer dichten Schleimmasse gefüllt. Dieser Schleim wird vermutlich entweder während des Schlüpfens der Puppe oder unmittelbar davor abgeschieden, da in der frisch geschlüpfen Puppe der Mitteldarm bereits stark erweitert ist und sehr viel Schleim enthält, während in der Pronymphe das noch sehr enge Mitteldarmlumen nur von abgestossenem Epithel erfüllt wird. Dieser sogenannte "gelbe Körper" findet sich auch noch in der mittleren Puppe. Gelegentlich schiebt er sich S-förmig zusammen, sodass im

Darm drei Anschnitte desselben angetroffen werden können (Fig. 23). An Hand der Serie kann man sich aber leicht davon überzeugen, dass diese drei Anschnitte in einander übergehen (Fig. 24). Es ist noch besonders hervorzuheben, dass der den "gelben Körper" umgebende Schleim nicht geschichtet ist (Fig. 25). Der gesamte Schleim muss also aus der gleichen Sekretionsperiode stammen.

Der Uebergang des Mitteldarmes in den Enddarm vollzieht sich in der mittleren Puppe in einer ganz merkwürdigen Weise. An das sehr flache Mitteldarmepithel legt sich von der Innenseite her ein sehr dichtes und kräftig gefärbtes Epithel an, sodass für eine kurze Strecke ein doppelwandiger Darm entsteht (Fig. 26). Das Mitteldarmepithel ist viel niedriger als das des Enddarmes. Zellgrenzen lassen sich nicht feststellen. Die Kerne sind in dem sehr stark angefärbten Plasma nur undeutlich, ihre Feinstrukturen gar nicht zu erkennen. Die Muscularis ist genau so ausgebildet wie die des hinteren Mitteldarmbereiches. In dem dem Mitteldarm an dieser Stelle eng anliegenden Enddarmepithel sind Kerne im allgemeinen nicht wahrnehmbar, nur an einigen wenigen Stellen werden sie schwach sichtbar. Im basalen Bereich dieses Enddarmabschnittes befinden sich viele kleine Vakuolen. An manchen Stellen konnte ich die beginnende Abscheidung einer Intima beobachten. Das Lumen steht in offener Verbindung mit dem Lumen des Mitteldarmes und ist mit Schleim gefüllt. Falten, die in das Lumen hineinragen, sind in diesem Stadium noch nicht ausgebildet. Etwa 200μ nach dieser Uebergangsstelle hat sich das Epithel abgeflacht. Kleine bläschenartige Kerne mit einigen wenigen Chromatinbrocken liegen im apikalen Teil der zylindrischen Zellen (Fig. 27). Hinter jedem Kern liegt eine, meist ebenso grosse, Vakuole in der Mitte der Zelle, nur der basale Bereich ist mit dichtem Plasma angefüllt. Im Lumen liegen, wie im Vorderdarm, Reste der larvalen Intima; der Schleimpfropf aus dem Mitteldarm erstreckt sich nicht mehr bis in diesen Bereich.

Im folgenden Darmabschnitt weicht die Topographie des Enddarmes der mittleren Puppe von der eines imaginalen Enddarmes (Fig. 12) etwas ab. In der Mehrzahl der Fälle verläuft in der mittleren Puppe der Enddarm gerade, ohne eine Schlinge zu bilden. Bei einigen, etwas weiter entwickelten Tieren ist die Schlinge nur äusserst schwach ausgebildet. Es finden sich nur sehr wenig Schnitte, auf denen der Darm dreimal getroffen ist. Selbst bei Zuzählung aller Anschnitte ist der Schlingengebiet nicht länger als 250μ . Das Epithel ist wesentlich höher als im vorhergehenden Bereich und setzt sich aus zylindrischen Zellen zusammen (Fig. 28). Die Kerne sind häufig auffallend lang gestreckt und weisen in der Anordnung ihres Chromatins bereits auf die charakteristischen Netzknotenkerne von normal genährten alten Puppen und Imagines hin. Neben jedem Kern liegen auch hier eine oder mehrere grosse Vakuolen (Fig. 29). Das Plasma ist sehr dicht faserig bis körnig und färbt sich kräftig an. Die imaginale Intima ist in dieser Region noch nicht abgeschieden, doch liegt die larvale Intima bereits verquollen im Lumen. Etwa 200μ nach dieser Schlinge haben sich die Epithelzellen zu sechs Längswülsten angeordnet (Fig. 30). Dies beruht einerseits auf einer Vergrösserung der Zellen, andererseits auf einer Bildung von Kerben im Epithel, die auch schon im Bereich der Schlinge angelegt waren. Jeder Wulst zeigt im Querschnitt nur wenige Zellen. Die Kerne dieser Zellen sind sehr gross und angefüllt mit regellos verteilten Chromatinbrocken, die viel zahlreicher sind als die der Kerne im Schlingengebiet (Fig. 31). Das Cytoplasma ist arm an Vakuolen, im apikalen Bezirk dicht körnig, im basalen faserig. Im Lumen dieser Darmpartie befinden sich auch hier nur Reste der alten Intima; die neue, imaginale wird im allgemeinen noch nicht abgeschieden.

5. Der normal ausgebildete Darmtraktus der alten Puppen und jungen Imagines.

Zu diesen Untersuchungen wurden alte Puppen (1 Tag vor der Imaginalhäutung und älter) und junge Imagines (hauptsächlich bis 1 Tag alt) herangezogen. An Hand der Ausbildung der Cuticula lassen sich innerhalb dieser Stadien genauere Altersangaben machen. Ich teile demnach die alten Puppen und die jungen Imagines in je vier Altersklassen unter (Tab. 5 u. 6), wobei für die alten Puppen die Proventrikel- und Prothoraxborsten, für die Imagines der Ausfärbungsgrad der Tergite des Prothorax als Klassifizierungsmerkmal benutzt wurden. Bei den Imagines liessen sich durch genau datiertes Material exakte Altersangaben machen. Es konnte also später durch Vergleiche mit diesem Material auch undatiertes Material altersmässig eingereiht werden.

Altersklasse	Ausbildung der Borsten
Klasse 1	Proventrikelborsten unausgefärbt, grau.
Klasse 2	Proventrikelborsten gelb, Prothoraxborsten grau.
Klasse 3	Alle Borsten gelb, Prothoraxcuticula mit beginnendem ganz schwachen gelblichen Saum.
Klasse 4	Prothoraxcuticula mit gelbem Saum. Imago unmittelbar vor dem Schlüpfen.

Tab. 5. Altersbestimmung der alten Puppen.

Altersklasse	Ausbildung der Cuticula	Alter in Std.
Klasse 1	Cuticula mit gelbem Saum.	0 - 1 Stunde
Klasse 2	Cuticula im äusseren Viertel gelb.	8 - 12 Stunden
Klasse 3	Cuticula in der äusseren Hälfte gelb.	ca. 15 Stunden
Klasse 4	Cuticula völlig gelb.	20 - 24 Stunden

Tab. 6. Altersbestimmung der jungen Imagines.

Da die morphologischen und histologischen Unterschiede zwischen dem Darmtraktus einer alten Puppe und jenem einer jungen Imago (abgesehen vom Mitteldarm) weitaus geringer sind als die Unterschiede zwischen dem Darmtraktus einer mittleren Puppe und jenem einer alten Puppe, sollen die Verhältnisse in diesen beiden erstgenannten Stadien zusammen beschrieben werden. Nur bei der Beschreibung des Mitteldarmes muss die chronologische Reihenfolge streng eingehalten werden. Das Epithel des Oesophagus hat sich in starkem Masse abgeflacht (vergl. Fig. 32 u. 33). Zellgrenzen sind nicht zu erkennen. An den vier Stellen, die sich schon in der mittleren Puppe durch eine schwache Wulstbildung auszeichneten, hat sich das Epithel tief in das Lumen vorgestülpt, sodass vier sehr kräftige Längsfalten entstehen (Fig. 34). Die Zellkerne sind kleiner als die des Oesophagusepithels der mittleren Puppe, in ihrer Struktur sind sie diesen aber sehr ähnlich (Fig. 35). Das Cytoplasma enthält viele Vakuolen, die gelegentlich den Kern an Grösse übertreffen. Diese Vakuolen stehen in keinem Zusammenhang mit der Abscheidung der Intima. Schon in der alten Puppe ist die imaginale Intima fertig abgeschieden und die alte Intima bereits aufgelöst. Eine Ausfärbung der imaginalen Intima kann aber selbst an vier Tage alten Imagines nicht festgestellt werden. Die Muscularis ist schon in der alten Puppe voll ausgebildet. Die der

Basalmembran des Darmepithels anliegende Ringmuskulatur ist viel stärker entwickelt als die Längsmuskulatur, wie es auch RENGEL (1897) für *Tenebrio molitor* beschreibt. Die stark färbbaren, lang gestreckten Kerne sind kleiner als jene in der mittleren Puppe und haben randständiges Chromatin.

Das Querschnittsbild des Proventrikels hat sich von der mittleren Puppe zur jungen Imago nur wenig geändert. Die Achtecksfigur ist noch gewahrt geblieben, nur haben sich die acht Ecken zu kleinen Buchten erweitert (vergl. Fig. 15 u. 36). Zwischen den Buchten befinden sich in acht breiten Bändern die Borsten der Intima, die wesentlich länger und etwas schlanker geworden sind (Fig. 36). Schon in der alten Puppe färben sich diese Borsten gelb, während die dem Epithel anliegende Intima keine Spur einer Ausfärbung zeigt. Sie ist aber deutlich in zwei Schichten, Endo- und Exocuticula, geteilt (Fig. 37). Ueber die Funktion dieser Borsten kann ich selbst keine Aussagen machen. THIEL (1936) hält es für möglich, dass die Borsten des Proventrikels von *Tenebrio molitor* als "Förderorgan" zum Transport der Nahrung dienen oder "vielleicht noch durch Knetarbeit für ein Vermischen von Nahrungsbrei und Mitteldarmsekret sorgen". Die Kerne des Epithels des Proventrikels befinden sich nicht mehr in Vakuolen, sondern sind klein, abgeplattet und liegen recht dicht an einander. Das ebenfalls stark abgeflachte Epithel enthält im allgemeinen sehr dichtes Plasma mit sehr wenigen, kleinen Vakuolen. Einer dichten und kräftigen Ringmuskulatur liegt aussen ein Netz von Längsmuskeln auf, deren Kerne im Querschnitt rund sind und randständiges Chromatin haben. Das Lumen des Proventrikels enthält immer Mitteldarmschleim; während sich aber im Proventrikel der alten Puppe nur sehr wenig und dünnflüssiger Schleim befindet, bildet dieser bei der jungen Imago eine dichte homogene Masse, in welche die Borsten der Intima tief eintauchen (Fig. 36).

Im Bereich der Valvula cardiaca haben ähnliche Veränderungen stattgefunden wie im Oesophagus. Auch hier ist die Intima schon in der alten Puppe fertig abgeschieden. Sie ist aber so dünn, dass eine Trennung von Endo- und Exocuticula nicht erkennbar ist. Die vier Falten, welche die kleeblattähnliche Gestalt des Lumens bedingen, haben sich gestreckt (Fig. 38). Gleichzeitig hat sich das Epithel wesentlich abgeflacht (Fig. 39). Die Kerne liegen nicht mehr in Vakuolen, sondern sind abgeplattet und von fast vakuolenfreiem Cytoplasma umgeben. Im Lumen der Valvula cardiaca ist der Schleim auch in der jungen Imago auffallend dünnflüssig. Die saftreichen Kerne des zylindrischen Epithels der äusseren Valvula cardiaca-Region heben sich von dem vakuolenreichen Plasma gut ab; später wird dieses Plasma dichter und faseriger. Zwischen den beiden Epithelien der Ringfalte befindet sich ein aus lockeren Muskelzügen aufgebautes Gewebe. Der Durchmesser des Mitteldarmes und die Höhe seiner Epithelzellen sind bei den alten Puppen und bei den Imagines je nach der Altersklasse der Tiere starken Schwankungen unterworfen (Tab. 7 u. 8).

Altersklasse	Ø im Mesothorax	Ø im 1. Abd.segm.
Klasse 1-2	13,4 % ⁺⁾	16,8 %
Klasse 2-3	17,6 %	20,7 %
Klasse 3-4	26,4 %	28,1 %

Tab. 7. Mitteldarmlumen der alten Puppe.

⁺⁾ = Lumen Ø im Verhältnis zum Gesamt Ø.

Altersklasse	Ø im hinteren Teil des Mesothorax
Klasse 1	23,5 % ^{*)}
Klasse 2	21,7 %
Klasse 3+4	14,5 %

Tab. 8. Mitteldarmlumen der Imago.

^{*)} = Lumen Ø im Verhältnis
zum Gesamt Ø.

Während der Entwicklung von der mittleren Puppe zur alten Puppe Kl. 1 ist die Schleimfüllung des Mitteldarmes stark zurückgegangen, sein Lumen hat sich damit in gleichem Masse verringert. Die grossen saftreichen Kerne sind im ganzen Mitteldarmepithel der alten Puppe Kl. 1 gleichförmig ausgebildet. Das

Plasma ist noch vakuolisiert, wird aber im apikalen Bereich der Zellen dichter und feinkörnig.

Etwas später setzt eine neue Schleimsekretionsphase ein, verbunden mit einer gleichzeitigen Erweiterung des Darmlumens, die in den hinteren Regionen des Mitteldarmes beginnt und sich nach vorne fortsetzt (Tab. 7). Das Darmepithel (mit merokriner Sekretion) besteht aus schlankeren Zellen mit grossen, nur schwach färbbaren Kernen (Fig. 41). Der in dieser Phase abgeschiedene Schleim ist viel dünnflüssiger als der aus dem frühen Puppenstadium stammende (Fig. 42). Man kann also schon aus der Beschaffenheit des Darmschleimes auf das Alter der Puppe schliessen. Kurz vor dem Schlüpfen der Imago, in der alten Puppe Kl. 4, ist der Darm wieder stark erweitert (Fig. 43). Das Epithel sezerniert nur noch stellenweise, besonders in der Nähe der Krypten des vorderen Mitteldarmabschnittes. Im letzten Drittel des Darmes findet keine Sekretion mehr statt. In diesem Bereich sind die Zellen und ihre Kerne durch die Dehnung der Darmwand besonders stark abgeflacht (Fig. 44). Das Plasma enthält nur noch wenige Vakuolen und färbt sich so kräftig an, dass Zellgrenzen nicht mehr zu erkennen sind. Im Metathorax ist das Mitteldarmepithel etwas höher, sezerniert aber im allgemeinen auch nicht mehr (Fig. 45). Die stark gedehnte Muskulatur lässt im ganzen Mitteldarmverlauf dieses Stadiums nur sehr wenig Längsfasern erkennen; die Ringmuskulatur ist dagegen bedeutend besser ausgebildet. Diese Erweiterung des Mitteldarmes geht in der jungen Imago noch im Laufe des ersten Tages zurück (Tab. 8). In Tieren der Klasse 1 ist das Epithel noch stark abgeflacht (Fig. 46) wie bei alten Puppen der Klasse 4. Die Zellen enthalten aber weniger Vakuolen und besitzen noch kräftiger färbbare, abgeplattete Kerne. In dem Masse, wie sich das Mitteldarmlumen verringert, werden die Darmepithelzellen immer höher. Dieser Vorgang setzt manchmal schon in Tieren der Klasse 1 ein (Fig. 47). Die polymorphen Kerne liegen basal im reich vakuolisierten Plasma.

In den jungen Imagines der Klasse 3 und 4 wird das Endstadium der Lumenverengung und Epithelausbildung erreicht. Die sehr schlanken, zylindrischen Zellen des Mitteldarmepithels besitzen rundliche Kerne mit randständigem Chromatin und sind in lebhafter Sekretion begriffen (Fig. 49). Ein Teil der Zellen enthält kleine Vakuolen, deren Inhalt im Zuge der merokrinen Sekretion als kleine Sekretkugeln von ihren Stielchen abgeschnürt werden (Fig. 48). Die Sekretkugeln unterscheiden sich aber durch die nur wenigen, peripher liegenden Granula von den dicht granulierten Sekrettropfen der alten Puppen (vergl. Fig. 41 u. 48). Es handelt sich hier wahrscheinlich um die Sekretion von Verdauungsfermenten, wie sie auch bei *Tenebrio molitor* sofort nach dem Schlüpfen der Imago einsetzt (DADD 1956). Die nicht sezernierenden Zellen enthalten meist eine sehr grosse und einige kleine Vakuolen. Vermutlich befinden sich diese Zellen gerade im Resorptionsstadium. Die Muscularis hat jetzt ebenfalls ihre endgültige

Ausbildung erreicht. Längs- und Ringmuskulatur sind deutlich von einander geschieden und besitzen verhältnismässig schwach gefärbte Kerne.

An dieser Stelle sei auch auf eine Eigentümlichkeit des vordersten Mitteldarmbezirkes hingewiesen. Wie aus dem Querschnitt der Fig. 50 zu ersehen ist, tritt in der alten Puppe eine Ringfalte im Bereich der Valvula cardiaca auf. Sie wird als wulstartige Epithelvorwölbung in der mittleren Puppe angelegt (Fig. 51) und erreicht in der alten Puppe der Klasse 2 ihre grösste Entfaltung (Fig. 52). Aus nur 2 - 3 Lagen flacher Zellen, die dem Mitteldarmepithel entstammen, aufgebaut, springt diese Falte weit ins Lumen des Mitteldarmes vor (Fig. 52 u. 53) und bildet eine geschlossene Kuppel. Die Kuppelspitze wird von einem zähen Schleim gebildet, der an der Innenseite der Kuppel von den Resten der Intima der Zylinderepithelzellen ausgekleidet wird. In der alten Puppe der Klasse 4 wird diese Falte wieder abgebaut (Fig. 54). Erst wenn die apikalen Bezirke dieser Falte rückgebildet sind, ergiesst sich der Mitteldarminhalt, während des Schlüpfens der Imago, in den Proventrikel und Oesophagus fast bis zur Mundöffnung. In der jungen Imago ist diese Falte bereits so weit abgebaut, dass nur noch ein Bezirk höheren Epithels die Stelle der einstigen Falte andeutet. Auf Querschnitten tritt sie überhaupt nicht mehr in Erscheinung (Fig. 38). Vermutlich soll durch diese Falte ein vorzeitiges Eindringen von Mitteldarmschleim in den Vorderdarm verhindert werden.

Die Entwicklung des Enddarmes ist im Stadium der alten Puppe grösstenteils beendet. Im Bereich der Valvula pylorica sind starke Ringmuskeln gebildet worden, welche bei ihrer Kontraktion das Darmepithel in grosse Falten legen (Fig. 55). Von dieser Faltung werden in diesem Grenzabschnitt sowohl Mitteldarm- als auch Enddarmepithel betroffen; aber schon im Laufe des ersten Imaginaltages werden die Falten des Mitteldarmepithels zurückgebildet. Dabei ist wichtig, dass die Kerne dieses gefalteten Mitteldarmepithels im allgemeinen keine Zeichen von Degeneration zeigen. Diese Feststellung erscheint mir im Hinblick auf pathologische Vorgänge, wie wir sie später noch kennen lernen werden, wesentlich (siehe S. 24). In den späteren Stadien, junge Imago der Klasse 4, bilden diese Zellen ein normales, sezernierendes Zylinderepithel (Fig. 56), während die Falten nur vom Enddarmepithel gebildet werden. Dieses Epithel trägt bereits in der alten Puppe eine kräftige Intima, die in der jungen Imago stellenweise mit kurzen Dornen besetzt ist. Die schlanken, zylindrischen Zellen mit den hellen, bläschenartigen Kernen erinnern sehr an das Zylinderepithel der Valvula cardiaca-Region. Es handelt sich in beiden Fällen sehr wahrscheinlich um die "Imaginalringe", die von RENGEL (1897) an *Tenebrio molitor* nicht aufgefunden werden konnten. Im weiteren Verlauf des Enddarmes gehen die Falten der Valvula pylorica in sechs Längsfalten über, die sich aus den schon stellenweise im Enddarm der mittleren Puppe angedeuteten Längswülsten entwickelt haben. Etwa 200 μ vor der Umbiegungsstelle der Enddarmschlinge (Fig. 12/9) ist in diesem Stadium das Lumen durch die Längsfalten noch sehr verengt und enthält keinen Mitteldarmschleim (Fig. 57). Die Längsfalten bestehen jeweils aus nur wenigen Zellreihen (Fig. 58). In dem dichten, faserigen Plasma befindet sich, wie in den Epithelzellen des Enddarmes der mittleren Puppen, in der Nachbarschaft fast jedes Kernes eine grosse Vakuole, die allerdings bei den Imagines kleiner ist als bei den alten Puppen. Die typischen Netzknotenkerne sind auffällig gross, saftreich und, im Verhältnis zum Plasma, nur schwach färbbar. Die Intima ist

schon in der alten Puppe vollständig abgeschieden. Sie bildet in der Imago nur eine sehr dünne Schicht, war aber in der Puppe etwas mächtiger. Besonders hervorzuheben ist noch die ausserordentliche Grössenzunahme der Epithelzellen in der zweiten Hälfte des Puppenstadiums. Durch dieses Anwachsen der Zellen und der damit verbundenen Ausdehnung des Darmepithels wurde einerseits die Bildung der Längsfalten, andererseits aber auch eine entsprechende Längszunahme des Darmes bewirkt, welche dann zur Entstehung einer Darmschlinge führte.

An der Umbiegungsstelle der Schlinge und auch in dem folgenden Abschnitt ist das Epithel im wesentlichen so, wie in der vorhergehenden Darmpartie. Jedoch sind seine Kerne noch grösser und - vor allem beim imaginalen Epithel - noch saftreicher. Während aber bei alten Puppen im basalen Bezirk der Epithelzellen dieser Region meistens Vakuolen anzutreffen sind (Fig. 59), treten sie bei den jungen Imagines nur selten auf (Fig. 60). Die Intima ist zuweilen aus zwei Schichten aufgebaut, von denen die äussere einen dunkleren Farbton zeigt. Sie ist aber auch in diesem Stadium nicht ausgefärbt.

In den hinteren Partien (200 μ nach der Umbiegungsstelle) erreichen vor allem bei den Imagines die Kerne zuweilen riesige Dimensionen (Fig. 62). Ihnen anliegende Vakuolen sind nur noch manchmal anzutreffen. Die Intima entspricht in allem der des vorhergehenden Abschnittes und ist auch dann noch nicht ausgefärbt, wenn die Rectalintima der Imagines der Klasse 4 bereits eine gelbe Färbung aufweist. In Tieren dieses Alters öffnet sich die Valvula pylorica und der Mitteldarminhalt, sowie Exkretgranula aus den Malpighischen Gefässen können von nun an in den Enddarm übertreten.

IV. Die Entwicklung von *T. destructor* in "synthetischen" Diäten mit Carnitinunterdosierung.

1. Morphologische Schäden.

SCHWARZ u. KOCH (unveröffentlicht, nach mündl. Mitteilung) haben bereits 1950 an einem sehr umfangreichen Versuchsmaterial, das beim "Triboliumtest" angefallen ist, an *Trib. confusum* Duv. teratologische Bildungen festgestellt, die sehr häufig zum vorzeitigen Tode der Puppen und Imagines führten. Fehlen oder Unterdosierung nur eines der essentiellen acht B-Vitamine war die Todesursache der Tiere. Darüber hinaus aber erwies sich auch der völlige Mangel oder die Unterdosierung von Carnitin als schädlich für die Gesamtentwicklung dieses Käfers.

Da über *T. destructor* bisher keine derartigen Beobachtungen vorlagen, wollte ich an diesem Objekt diesen Mangelercheinungen genauer nachgehen und vor allem die Ursachen für das vorzeitige Absterben der Tiere ergründen.

Durch Verringerung der oben angeführten Carnitinmengen können an den Imagines deutliche Mangelercheinungen hervorgerufen werden. Die Unterdosierung der Carnitinquellen war dabei folgende (Tab. 9):

Carnitinquelle	ausreichend	unterdosiert
Heferückstand	10 mg ⁺⁾	3 mg oder 1 mg
Casein- hydrolysat	25 mg	10 mg oder 5 mg
Carnitin	3 γ	0,5 γ oder 0,1 γ

Tab. 9. Dosierung der Carnitinquellen.

⁺⁾ = Jeweils pro Gramm Diät.

Die Vitaminmengen wurden in diesen Versuchen nicht geändert. Auch sonst lebten die Tiere unter den gleichen Bedingungen, unter denen die normal genährten Tiere gehalten wurden. Die larvale Entwicklungsdauer wird durch die Unterdosierung kaum beeinflusst. Die geringe Verlängerung derselben, die in manchen Diäten eintritt, beruht vermutlich auf einem Mangel an Begleitstoffen, die noch im Heferückstand und Caseinhydrolysat enthalten sind. Deswegen benötigen die Larven, die auf einer reinen Carnitin enthaltenden Diät herangezogen wurden, etwas mehr Zeit zu ihrer Entwicklung als Kontrolltiere, deren Carnitinbedarf durch Heferückstand oder Caseinhydrolysat gedeckt wird. Die Entwicklungszeit der Larven, die in Diäten mit ausreichender oder unterdosierter Carnitinzugabe herangezogen werden, ist aber in beiden Fällen gleich ⁺⁾ .

Eine deutliche Carnitinmangelercheinung lässt sich an den Imagines beobachten. Aus früheren Arbeiten ist von verschiedenen Objekten bekannt, dass bei carnitinarm oder "carnitinfrei" ⁺⁺⁾ ernährten Tieren die Imagines durch fehlerhafte Ausfärbung ⁺⁺⁺⁾ und Aushärtung der Cuticula auffallen. Ausserdem sind die Elytren sehr häufig verkrüppelt (COOPER u. FRAENKEL 1952, an *Palorus ratzeburgi* Wissman; FRAENKEL u. CHANG 1954, an *Tenebrio molitor* L.; FRENCH u. FRAENKEL 1954, an

⁺⁾ = Demgegenüber haben SCHWARZ u. KOCH in Stufenuntersuchungen feststellen können, dass die Entwicklungszeit von *T. confusum* mit Abnahme des Carnitingehaltes von 1 γ auf 1/4 γ /g Diät in "synthetischen" Diäten deutlich erhöht wird.

⁺⁺⁾ = Siehe auch Fussnote S. 28.

⁺⁺⁺⁾ = Ähnliche teratologische Bildungen haben SCHWARZ u. KOCH auch bei Mangel an B-Vitaminen beobachtet (KOCH 1956).

Tribolium confusum Duv.; FRÖBRICH 1954, an *Tribolium confusum* Duv.; LECLERCQ 1957, an *Gnathocerus cornutus* F.; MAGIS 1954, an *Tribolium confusum* Duv., *T. castaneum* Hbst. und *T. destructor* Uyttenb. ^{†)}). Diese morphologischen Schäden treten bei *T. destructor* auch bei den angeführten Carnitinunterdosierungen ein. Auf Grund von äusseren Merkmalen lassen sich vier Gruppen unterscheiden:

1. Diese Imagines sind äusserlich völlig normal entwickelt. Nach einigen Tagen verlieren die Tiere jedoch ihre Bewegungsfähigkeit und sterben in "Laufstellung" (Fig. 63).
2. Die Puppenexuvie wird von diesen Imagines noch völlig abgestreift. Die Elytren sind zwar normal ausgestreckt, werden aber nicht ausgefärbt oder ausgehärtet. Sie bleiben durchsichtig wie die Alae, die manchmal noch nicht unter die Elytren eingeschlagen sind. In den übrigen Bereichen der Cuticula hat die Ausfärbung bereits begonnen. Diese Tiere sterben wenige Stunden nach dem Schlüpfen mit meistens ebenfalls in "Laufstellung" ausgestreckten Beinen (Fig. 64).
3. Die Imagines sterben während des Schlüpfens. Beine und Fühler, Prothorax und Kopf sind noch völlig mit der Puppencuticula überzogen, während die Abdominalsegmente teilweise gehäutet sind (Fig. 65).
4. Auch bei den Tieren der Gruppe 4 wird die Häutung nicht beendet. Das Abdomen ist fast rechtwinkelig hochgeklappt (Fig. 66). Die Flügel sind normal nach hinten gestreckt. Dabei liegen sie entweder seitlich neben dem Abdomen oder sie sind nach der Dorsalseite umgebogen. Sie bilden dann mit dem Tergit des Prothorax einen stumpfen Winkel und ihre Spitzen liegen neben dem Ende des Abdomens. Sie sind aber völlig ungehäutet.

Das Strecken der Beine und Hochklappen des Abdomens führe ich auf krampfartige Muskelkontraktionen zurück. Diese Spasmen der Muskulatur beschränken sich aber nicht nur auf die dem Aussenskelett ansitzenden Muskeln. Auch in der Muskulatur des Mitteldarmes treten kräftige Kontraktionen auf. Ueber die am gesamten Darmtraktus auftretenden Schäden sei im folgenden berichtet.

2. Die Schädigungen des Mitteldarmes.

In wechselndem Umfang finden Kontraktionen der Mitteldarmmuskulatur statt, durch welche das Darmepithel in Zotten gegen das Lumen vorgepresst wird ^{††)}. Dadurch ähnelt der Vorgang etwas der Wirkung des Sphinkters im Bereich der Valvula pylorica normal genährter Imagines, wo vorübergehend auf sehr kurzer Strecke ebenfalls Mitteldarmepithel zur Zottenbildung veranlasst wird. Es bestehen aber demgegenüber bei den carnitinarms ernährten Tieren zwei auffallende Unterschiede:

1. Die räumliche Ausdehnung der Ringmuskelkontraktion, die sich von hinten nach vorne ausbreitet und u.U. fast den gesamten Mitteldarm ergreifen kann, und
2. Die vollständige Degeneration des Mitteldarmepithels in diesen Bereichen.

Zu Beginn der Muskelkontraktion wölben sich die Zellen des Mitteldarmepithels, deren Grenzen teilweise noch zu sehen sind, sehr stark

^{†)} = Diese "synthetische" Diät war ohne besondere Carnitinquellenzugabe, enthielt aber Getreidekeimöl.

^{††)} = Siehe Fussnote S.30.

in das Lumen vor (Fig. 67). Gleichzeitig beginnt die Degeneration ihrer Kerne, welche pyknotisch werden (Fig. 68): Das Chromatin verteilt sich in vielen Fällen über den ganzen Kern, der nun mit stark färbbaren Substanzen angefüllt ist. Das Cytoplasma dieser Zellen ist vom Apex bis zum Kern durch gestapelte Sekretmengen schaumig vakuolisiert. In den apikalen Bezirken fließen die Sekretmassen zu grossen Vakuolen zusammen. Das Darmlumen enthält nur noch Reste des Mitteldarmschleimes.

Mit zunehmender Kontraktion der Muskulatur werden die Degenerationserscheinungen immer ausgeprägter (Fig. 69). Völlig normale Kerne sind nur noch sehr selten zu finden; in diesen Fällen liegen sie meistens in der Nähe der Kryptenschläuche. Häufiger treten Kerne auf, deren ursprünglich randständiges Chromatin sich vermehrt hat und im ganzen Kern gleichmässig verteilt ist (Fig. 70, K₁). An anderen Stellen kommt es zu einer Zusammenballung des Chromatins. Das ganze Chromatin ist zu einem grossen Klumpen zusammengeballt, der zentral im Kern liegt (Fig. 70, K₂). Später löst sich häufig die Kernmembran auf, sodass der Chromatinklumpen dann frei im Plasma liegt. Daneben lassen sich noch viele weitere Degenerationserscheinungen finden (Fig. 70, K₃₋₅). Im apikalen Teil der Mitteldarmzellen treten viele, grosse Vakuolen, Faserstränge und schollige-körnige Zerfallsprodukte auf. Nur in der Nähe der Basalmembran, wo auch zuweilen die Zellgrenzen deutlicher sichtbar werden, ist das Plasma weniger geschädigt. Ein Höhepunkt der Kontraktion und Degeneration des Darmes ist dann erreicht, wenn die Zellschuttmassen überhaupt fast kein Lumen mehr im Darm frei lassen (Fig. 71).

Aus verschiedenen Querschnittsbildern geht hervor, dass sich diese Muskelkontraktion und der Epithelzerfall des Mitteldarmes u. U. noch zweimal wiederholen können. Dabei verhalten sich die verschiedenen Bereiche des Mitteldarmes nicht gleichsinnig. Nur in den vorderen Regionen des Mitteldarmes treten zwei oder drei Kontraktionsphasen auf, während im hinteren Bezirk, wo auch der Herd der Kontraktionen liegt, die Muskulatur nach der ersten Kontraktion keine Erschlaffung erfährt.

Das während der ersten Kontraktion abgestossene Epithel zeigt in der Regel einen stärkeren Grad des Zerfalls als das der zweiten Kontraktionsphase (Fig. 72). Die beiden Zellschuttlagen sind, von Uebergängen abgesehen, durch eine hellere Zone von einander getrennt (Fig. 73, Ue. u. Z.). Die Kerne des ersten Epithels sind pyknotisch geworden und bilden häufig frei im Plasma liegende Chromatinklumpen (Fig. 74, K), während im "zweiten Epithel" zuweilen noch normal ausgebildete Kerne zu finden sind (Fig. 72, K). Das degenerierende Plasma ist dichtfaserig oder stark vakuolisiert. Auffällig ist in vielen Fällen die starke Färbbarkeit auch an den Kernen, die nur wenig geschädigt sind. Zellgrenzen sind im allgemeinen nicht zu erkennen. Das Mitteldarmlumen ist an allen Stellen mit wiederholter Kontraktion durch den Zellschutt völlig ausgefüllt. Häufig ist dabei der Zellschutt des "ersten Epithels" viel kräftiger gefärbt als der des "zweiten" (Fig. 75). Das "dritte Epithel" besitzt zwar noch fast normale Zellkerne, Zellgrenzen sind jedoch nicht mehr zu erkennen. Die Ringmuskulatur verdickt sich während aller Kontraktionsphasen besonders stark. Im Verhältnis zu den Längsmuskelfasern ist sie aber sehr schwach färbbar.

3. Die Schädigungen der Organe im Bereich des Vorderdarmes.

Zur Klärung der Frage nach dem Verbleib des Mitteldarmschleimes bleibt auf Grund der bisher geschilderten Befunde nur eine Möglichkeit: Er muss in den vorderen Bereich des gesamten Darmtraktes gepresst worden sein, da ein Ausweichen in den Enddarm oder eine Resorption in der geschädigten Mitteldarmregion nicht möglich ist. Tatsächlich werden bei geschädigten Tieren die Kopfkapsel und z.T. auch der Prothorax von mächtigen Darmausstülpungen erfüllt, die vielleicht den Tod der Imagines verständlich machen.

Das Ausmass dieser Ausstülpungen sei zunächst an den Fig. 76 und 77 erläutert. Es handelt sich dabei um Plastillinmodelle, die an Hand von Querschnittsserien rekonstruiert wurden. Der weisse und der schwarze Ast auf der rechten Seite des Modells stellen Ausläufer des Vorderdarmes dar, der Mitteldarm wird durch den grau gefärbten Teil wiedergegeben. Die Modelle sind zum besseren Verständnis im überstreckten Verhältnis von Breite : Länge = 1 : 6 hergestellt worden. Der weisse Ast führt mit seinem vorderen, abgeschnittenen Ende in die Mundhöhle. Der hintere, abgerundete Teil endet blind; er ist eine Ausstülpung, die etwa an der Stelle beginnt, wo von der dorsal alles überdeckenden Mitteldarmausstülpung der kleine, vordere Seitenast entspringt (Fig. 76, S). In dieser Region besteht zwischen den im Modell weiss und schwarz gehaltenen Vorderdarmästen eine offene Verbindung. Ein Querschnitt durch eine Region, die etwa 20μ vor dieser Verbindungsstelle liegt, zeigt zunächst im dorsalen Teil der Kopfkapsel die Ausstülpung des Mitteldarmes als riesiges Lumen (Fig. 78, L₁). Darunter liegt der Blindsack des im Modell schwarz getönten Vorderdarnteiles, der hier einen linken, weitleumigen und einen rechten, flachen Abschnitt bildet (Fig. 78, L₂₊₃). Unter letzterem befindet sich das Lumen des im Modell weiss gehaltenen Vorderdarnteiles (Fig. 78, L₄). Das Lumen an der rechten Seite gehört zu dem kleinen Seitenzweig der Mitteldarmausstülpung (Fig. 76, S). Die offene Verbindung zwischen den beiden Vorderdarnteilen wird caudalwärts nicht mehr unterbrochen. Trotzdem wird die Blindsackbildung dadurch ermöglicht, dass sich L₃ von L₂ (Fig. 78) getrennt hat und mit L₄ ein Lumen bildet (Fig. 79). Der weisse Blindsack des Modells (Fig. 76 u. 77) wird also nur in seinen ventralen und seitlichen Partien vom Epithel des weissen Vorderdarmastes gebildet, der dorsale Teil (im Modell nicht sichtbar) besteht aus Epithel des schwarzen Vorderdarmastes. Das Hauptstück des schwarzen Vorderdarmastes (Fig. 77, H) mündet als Röhre schliesslich in den Mitteldarm. An der Einmündungsstelle (Fig. 76, E) wird der Vorderdarm zunächst von einem Seitenzweig des Mitteldarmes etwas umfasst. Schliesslich verschmelzen die beiden auf Fig. 80 noch getrennten Mitteldarmabschnitte und umgeben den Vorderdarmrest völlig (Fig. 81).

Auch der Proventrikel kann von diesen Ausstülpungen erfasst werden. Als Beispiel diene die Imago des Querschnittes von Fig. 82 a. Von der Mundhöhle bis zum Proventrikel bildet der Oesophagus ein gerades, innen glattwandiges Rohr, über dem sich eine Aussackung des Proventrikels bis in das Gehirn des Tieres hinein vorschiebt. Die Aussackung umschliesst partiell den Oesophagus und ist der Länge nach in zwei Abschnitte geteilt (Fig. 82 a), die aber auf ganzer Länge mit einander in Verbindung bleiben. Der rechte Abschnitt enthält die Chitinborsten des Proventrikels und mündet in den Bereich der Valvula cardiaca, während der linke Abschnitt 70μ davor in den Oesophagus übergeht (Fig. 82 b).

Es kommt zuweilen vor, dass sich der Blindsack des schwarzen Mitteldarmabschnittes bis in das Gehirn hinein vorschiebt (Fig. 83). Es zwingt sich dabei die von einigen Fettkörperresten umgebene Spitze der Ausstülpung zwischen die Hemisphären, die dadurch teilweise auseinander gedrückt werden. In ähnlicher Weise kann auch das Unter-schlundganglion beeinflusst werden (Fig. 80). Geringfügige Schädigungen, wie ich sie gelegentlich beobachtet habe (Fig. 84), lassen vermuten, dass im Bereich des Vorderdarmes besondere Bezirke existieren, die für die Entstehung solcher Ausstülpungen besonders disponiert sind. Die Epithelien des Vorderdarmes und der Aus-sackungen sind durch die Dehnung zwar sehr stark abgeflacht, die Intima verläuft aber völlig durchgehend. Das Epithel der grossen, dorsalen Mitteldarmausstülpung entbehrt herkunftsgemäss einer Intima und unterscheidet sich nur dadurch von den Vorderdarmepithelien.

4. Die Schädigungen des Enddarmes.

Am Epithel des Enddarmes treten ganz anders geartete Schäden auf als im Bereich des Mitteldarmes oder des Vorderdarmes. Es konnten hier keine Muskelspasmen beobachtet werden. Die Schädigungen wirken sich im Bereich des Enddarmepithels besonders deutlich an den Kernen aus, wie der Vergleich der entsprechenden Darmbezirke normaler und geschädigter Tiere ergibt (vergl. Fig. 57 - 62 mit Fig. 85 - 91). Etwa 200μ vor der Umbiegungsstelle des Enddarmes (Fig. 12/9) sind Entmischungerscheinungen des Kerninhaltes mit lokalen Zusammenballungen des Chromatins und weiten Saftäumen am auffälligsten (Fig. 85 u. 86). Häufig ziehen sich die Kerne dabei zipfelartig aus.

Ein völlig anderes Bild der Kerne bietet sich im Bereich 200μ nach der Umbiegungsstelle des Enddarmes (Fig. 12/9). Die Kerne sind hier von dichtgepackten Chromatinkörnchen erfüllt (Fig. 88 u. 89), während im Bereich der Umbiegungsstelle selbst alle Uebergangsstadien zwischen beiden Kerntypen zu finden sind (Fig. 87 u. 90). Da erscheinen die Kerne auch stark aufgebläht und vergrössert. An den Polen der dichten, längsovalen Kerne des hinteren Schlingenbezirkes ist die Kernmembran zuweilen sehr dünn und oft nicht mehr erkennbar. An diesen Stellen tritt Kernsubstanz in Wolken ins Plasma über (Fig. 89). Solchen Stadien begegnet man auch gelegentlich in den vorderen Abschnitten der Schlinge (Fig. 90 u. 91). Die Intima wird im Enddarm geschädigter Tiere in normaler Stärke abgeschieden. Dies weist darauf hin, dass die Schädigung erst nach dem Abscheiden der Intima, also frühestens in der alten Puppe, aufgetreten sein kann.

5. Schädigungen der alten Puppen.

Wenn auch die Abscheidung der Intima im Vorderdarm und im Enddarm darauf schliessen liess, dass die Hauptschädigung nur in der Imago eintritt, so wurden doch auch einige alte und mittlere Puppen nach zeitig auftretenden Schäden untersucht. Bei den mittleren Puppen

konnte bisher noch keine Schädigung durch Carnitinunterdosierung festgestellt werden. Bei den alten Puppen bemerkt man im Bereich des Vorderdarmes eine Verringerung der Ringmuskulatur. Die schwankende Weite des Darmlumens erwies sich als eine besondere Schwierigkeit für die Berechnung von Werten, die mit einander verglichen werden dürfen. Um dies zu umgehen, wurde folgender Rechengang angewendet: Die Weite des Darmlumens wurde in % der Thoraxbreite errechnet, um individuelle Grössenschwankungen auszuschalten (= "Lumenwert"). In gleicher Weise wurde die Stärke der Darmmuskulatur berechnet. An Hand dieser Prozentwerte wurde dann das prozentuale Verhältnis von Muskulatur zum Darmlumen bestimmt. Damit war eine Vergleichsmöglichkeit der Mächtigkeit der Ringmuskulatur im Verhältnis zum Darmlumen geboten. Das Ergebnis des letzten Rechenganges tritt in Tab. 10 als "Muskelwert" auf.

	"Muskelwert"	"Lumenwert"
Norm. Puppen	7,47	24,9
Carn. unterdos. Puppen	3,8	30,3
	$\searrow \quad \nearrow = 1:0,508$	$\searrow \quad \nearrow = 1:1,21$

Tab. 10. Die Abnahme der Vorderdarmringmuskulatur der alten Puppen im Verhältnis zur Lumenverweiterung.

Aus Tab. 10 geht hervor: Bei carnitinunterdosiert ernährten Puppen ist das Lumen des Vorderdarmes um 21 % weiter als bei normal genährten Puppen. Die Muskulatur hat aber in einem stärkeren Masse abgenommen, als es durch die Dehnung des betreffenden Darmbezirktes allein bewirkt würde. Die Abnahme der Muskulatur beträgt ca. 49 %. Diese schwächere Ringmuskulatur könnte vielleicht die Entstehung der Aussackungen des Vorderdarmes in der Imago begünstigt haben. Weitere Schäden waren an Puppen dieser Diäten nicht feststellbar.

V. Die Aufzucht von *T. destructor* in "synthetischen" Diäten unter Zugabe von körpereigenen Abfallprodukten.

In allen Diäten mit unterdosierten Carnitinquellen traten die oben beschriebenen Schäden auf. Doch entwickelten sich in allen diesen Diäten aber auch Tiere, die völlig normal ausgebildet waren (ca. 30 - 35 %). Eine Erklärung für diese Erscheinung war in zwei Möglichkeiten gegeben. Es konnte sich um Tiere einer Population handeln, die nur eine sehr geringe oder gar keine Carnitinquelle benötigten. Stämme, die angeblich carnitinfrei ernährt werden können, sind von *Tenebrio molitor* bekannt (FRAENKEL u. LECLERCQ 1956)⁺). Eine zweite Möglichkeit besteht darin, dass die Tiere während ihrer Larvenzeit Stoffe aus ihrer Nahrung entnahmen, die erst im Laufe der Entwicklungszeit hinzugekommen sind (Exuvien oder Kot). In einer Reihe von Versuchen ist deshalb geprüft worden, ob die Entwicklung in "synthetischen" Diäten, die anstelle einer Carnitinquelle grössere Mengen von Larvenexuvien enthalten, prinzipiell möglich sei. Auf die Austestung von Kot musste wegen der Schwierigkeiten der Gewinnung von Exkrementen jüngerer Larvenstadien vorläufig verzichtet werden. Die Exuvien wurden aus Massenkulturen gesammelt, sorgfältig von anhaftenden Mehlpartikeln gereinigt und in der Kugelmühle zusammen mit dem Futter pulverisiert. Ein Teil der Exuvien wurde 48 Stunden in Chloroform bei Zimmertemperatur extrahiert. Der bei Verdunstung des Chloroforms erhaltene Stoff von wachsartiger Konsistenz sowie die extrahierten Exuvien wurden ebenfalls in getrennten Ansätzen verfüttert. Durch Wägung wurde bestimmt, dass der extrahierte Stoff etwa 5 % der Ausgangsmenge betrug. Ausserdem wurden Diäten angesetzt, die frei von anderen Carnitinquellen waren. Ein Teil der Versuche wurde bei 65 - 70 % RH anstatt wie gewöhnlich 80 % RH durchgeführt. Die Vitamindosierungen wurden nicht geändert.

In allen Fällen konnte eine starke Verlängerung der Larvenentwicklungszeit beobachtet werden. Während die Entwicklungszeit in Diäten mit Carnitinunterdosierung durchschnittlich 28 - 30 Tage beträgt, tritt die Verpuppung in Diäten mit Exuvien nach etwa 34 - 35 Tagen, bei Diäten ohne jeglichen Zusatz sogar erst nach 37 Tagen ein. Die Kontrollen ergaben dabei, dass dies zum grossen Teil auf einer Wachstumsstörung während der frühen Larvenstadien beruht. Larven in Diäten mit ausreichender Carnitindosierung stehen im Alter von 2 Wochen im 4. - 5. Larvenstadium; in den Versuchen mit Exuvien als Futterzusatz erreichten sie jedoch in der gleichen Zeit häufig nur eine Grösse, die einer Larve des 3. Stadiums entsprach⁺⁺). Zur Zeit ihrer Verpuppung hatten sie dann aber die normale Grösse. Eine Verlängerung der Wanderzeit konnte nicht beobachtet werden. Bei allen Arten von Diäten (mit Larvenexuvien, extrahierten Exuvien, Exuvienextrakten oder ohne jeglichen Zusatz) war in wechselndem Masse eine Entwicklung von normalen, lebensfähigen Imagines möglich. Die zahlenmässige Verteilung der Entwicklung normaler Imagines auf die einzelnen Versuchs- u. Kontroll-(Wiederholungs-) Diäten war jedoch so unregelmässig, dass bis jetzt noch nicht mit Sicherheit entschieden werden kann, ob ein völliger Ersatz von Carnitin durch Exuvien oder daraus gewonnenen Präparaten möglich ist, oder ob diese Ergebnisse auf einer individuellen Schwankung des Carnitinbedarfs beruhen. Prozentual entwickelten sich in den Diäten mit Exuvienpräparaten aber mehr lebensfähige Imagines als in carnitinfreien Diäten ohne jeden Zusatz.

⁺) = Nach den Erfahrungen von SCHWARZ u. KOCH ist nur das "vitaminfreie Casein der Fa. Hoffmann - La Roche & Co." frei von Carnitinwirksamkeit. Casein anderer Herkunft hatte immer noch eine gewisse Carnitinwirksamkeit. Es kamen in solchen Diäten stets noch einige Imagines zur Entwicklung (n. mündl. Mitt.).

⁺⁺) = Um nicht die Entwicklung durch das Absterben zu stören, musste auf eine genauere Bestimmung des Larvenstadiums verzichtet werden (siehe auch S. 4.).

VI. Diskussion der Ergebnisse.

Es waren bis jetzt sechs Insektenarten bekannt, bei welchen ein Bedarf an Carnitin in der Nahrung festgestellt wurde: *Tenebrio molitor* L., *Tenebrio obscurus* Fabr., *Tribolium confusum* Duv., *Tribolium castaneum* Hbst., *Palorus ratzeburgi* Wissman und *Gnathocerus cornutus* F. (FRAENKEL u. FRIEDMAN 1957). Auf Grund meiner Ergebnisse muss jetzt auch *T. destructor* dazu gezählt werden. Ein Teil der bei Carnitinunterdosierung auftretenden Schäden ist bei allen bisher untersuchten Arten feststellbar, so z.B. der sich meist an eine Häutung anschließende Tod eines Insektes und eine nicht vollendete Ausbildung der Cuticula (COOPER u. FRAENKEL 1952, FRAENKEL u. CHANG 1954, FRENCH u. FRAENKEL 1953, LECLERCQ 1957, MAGIS 1954). Imagines weisen zudem sehr häufig eine Verkrüppelung der Elytren auf. An *T. destructor* treten diese Schäden ebenfalls auf, dazu aber noch krampfartige Kontraktionen eines Teiles der Muskulatur. Dieses Ergebnis wirft ein neues Licht auf die Todesursache der bald nach dem Schlüpfen sterbenden Imagines. Nach FRAENKEL u. FRIEDMAN (1957) ist der Tod in einer Störung der Cuticulaausbildung begründet. Die Tiere erleiden dadurch einen äusserst starken Wasserverlust. Dies könnte aber auch schon allein durch die verkrüppelten Elytren eintreten, die den an sich wenig chitinierten Bereich der Tergite nicht mehr vollständig abdecken können. Normal ausgebildete, die Subelytralhöhle dicht abschliessende Elytren spielen im Schutz gegen Verdunstung bei Käfern eine sehr grosse Rolle (DISER 1955). Demnach kann die Austrocknung nur als eine Folgeerscheinung angesehen werden, wobei die Ausfärbung der Cuticula nicht primär wegen des Carnitinmangels unterbleibt, sondern weil die Imago stirbt, bevor die Ausfärbung beendet sein kann. Es treten doch auch Imagines auf, die ihre Cuticula völlig normal ausbilden und dann doch nach einiger Zeit sterben. Als Todesursache müssen nach den bisherigen Erfahrungen an den Imagines von *T. destructor* schwere Störungen am Darmtrakt angesehen werden. Als wichtiger Faktor muss eine Veränderung in der Zusammensetzung der Blutflüssigkeit angenommen werden. Es ist ja bekannt, dass unmittelbar nach der Häutung infolge der noch nicht völlig abgeschiedenen Wachsschicht die Verdunstung erhöht ist (WIGGLESWORTH 1936, 1948). In nicht geschädigten Tieren kann ein Flüssigkeitsverlust durch Resorption des Mitteldarmschleimes ausgeglichen werden. Reicht aber diese Resorption nicht aus, so kann die Blutflüssigkeit ihre normalen Aufgaben nicht mehr erfüllen (JOCHUM u. JUNG 1956). Ausserdem entstehen durch die Kontraktion des Mitteldarmes "unerwartet" grosse Mengen von nekrotischem Material, die bei gleichzeitiger Vernichtung des Darmepithels den Organismus stark beeinflussen müssen. Unter diesen Umständen wäre eine Verzögerung der Aushärtung der Cuticula verständlich. Dadurch wiederum wird die starke Verdunstung bis zum Tode des Tieres fortgesetzt.

Histologische Untersuchungen des Mitteldarmes von Carnitinmangeltieren liegen m.W. bisher nur von den Larven des Mehlkäfers, *Tenebrio molitor*, vor (CHANG u. FRAENKEL 1954). Wie bei den Imagines von *T. destructor* traten im Mitteldarm schwere Schäden auf, die zu starkem Epithelzerfall führten. In gleicher Weise wie bei *T. destructor* wurde das Epithel zunächst vakuolisiert, die Kerne färbten sich stärker. Die Bilder, die CHANG u. FRAENKEL (1954) vom Zerfall des Darmepithels der Larven von *Tenebrio molitor* geben, erinnern sehr an jene, die JOCHUM u. JUNG (1956) von ungehemmter Sekretion des Mitteldarmepithels durch Trockenheit geschädigter Imagines von *Tenebrio molitor* veröffentlichten (vergl. CHANG u. FRAENKEL 1954, S. 266, Fig. 10-12).

mit JOCHUM u. JUNG 1956, S. 403, Abb. 12). Es findet ferner bei den Larven von *Tenebrio molitor* keine Kontraktion der Darmmuskulatur statt, und der ganze Degenerationsprozess erstreckt sich über einen Zeitraum von mehreren Wochen. Es wurden auch an den Larven von *Tenebrio molitor* keine Aussackungen des Vorderdarmes gefunden. Da nun nach bisherigen Untersuchungen über den Carnitingehalt tierischer Organe die Muskulatur am meisten Carnitin enthält (FRAENKEL 1953, FRAENKEL u. FRIEDMAN 1957), ist eine unmittelbare Auswirkung des Carnitinmangels auf die Muskulatur von Insekten nicht auszuschließen ^{*)}. In einigen Fällen konnte gezeigt werden, dass Carnitin eine den Stoffwechsel erhöhende Wirkung hat: Bei Säugern bewirkt Carnitinüberdosierung (5-20 mg/kg) z.B. eine starke Uebersekretion der Speicheldrüsen, der Leber, des Magens und des Pankreas. Beim Menschen tritt nach Verabreichung von Carnitin eine starke Förderung des Appetites und des Wachstums ein (FRAENKEL u. FRIEDMAN 1957). Bei *Tenebriolarven* wird der Fettgehalt bei Carnitinmangel im Gegensatz zu verhungerten Tieren erstaunlich hoch gehalten: "It was found that carbohydrate and proteins were completely depleted in both, deficient and starved larvae, whereas the total fat content, which decreased to a rather low value during starvation, did not change significantly in deficient larvae up to the time of death." (Mac FARLANE 1955, zit. n. FRAENKEL u. FRIEDMAN 1957). Beim Hungertod liegen auch hinsichtlich des Wassergehaltes andere Verhältnisse vor als beim Tod durch Carnitinmangel: *Tenebrio molitor* - Larven besitzen im Hungerzustand einen steigenden Wassergehalt, während er bei Carnitinmangeltieren von 60 auf 40 % fällt. Es ist jedoch heute noch nicht möglich, irgendwelche Schlüsse über die Rolle des Carnitins im Gesamtstoffwechsel dieser Käfer zu ziehen (FRAENKEL u. FRIEDMAN 1957).

In Übereinstimmung mit den Befunden an *T. destructor* stehen oft Schäden, die auf Einwirkung von Insektiziden zurückzuführen sind: Im Darm von *Pedicularius vestimenti* treten bei Anwendung von "Matacid" zunehmende Vakuolisierung des Plasmas und Chromatinzusammenballungen der Kerne auf (HOPP 1953). Starke Kontraktionen der Darmmuskulatur mit äusserlich sichtbarer Ausstülpung des Enddarmes können an Raupen von *Bombyx mori* durch Anwendung eines nicht näher genannten Spritzpräparates hervorgerufen werden (HUESING 1935). Im Gegensatz zu *Tenebrio molitor* (CHANG u. FRAENKEL 1954) und in Übereinstimmung mit *T. confusum* (FRÖBRICH 1953, SCHWARZ u. KOCH unveröffentlicht) benötigen die Larven von *T. destructor* zu ihrer Entwicklung bis zur Puppe kein Carnitin in der Nahrung. Die Entwicklungsgeschwindigkeit ist in carnitinfreien Diäten jedoch verlängert. Ähnlich wie bei *Tenebrio molitor* (FRAENKEL u. LECLERCQ 1956) gelingt es aber auch auf carnitinfreien Diäten ⁺⁺⁾ einer wechselnden Anzahl von Tieren, die Metamorphose zu beenden und lebensfähige Imagines zu bilden. Für die Wahrscheinlichkeit, dass bei *T. destructor* eine Aufspaltung in eine Carnitin benötigende und eine von Carnitin unabhängige Rasse möglich sei, spricht das Bestehen von Rassen bei *T. castaneum*, die sich durch ihr verschiedenes physiologisches Verhalten gegenüber einem Mangel an Vitaminen der B - Gruppe unterscheiden (MILLER 1944, zit. n. MAGIS 1954).

^{*)} = Auf Grund theoretischer Erwägungen besteht vielleicht die Möglichkeit, dass die Ringmuskulaturkontraktion durch Zerfallsprodukte von lichtoptisch noch nicht sichtbar geschädigten Mitteldarmepithelzellen bedingt wird. Die Kontraktion wäre demnach eine sekundäre Schädigung. Es liegen aber m.W. bis jetzt noch keine Beobachtungen einer solchen Beeinflussung der Muskulatur durch nekrotisches Gewebe vor. Durch die Schädigungen des Enddarmepithels wird jedoch gezeigt, dass die bei Kernnekrosen auftretenden Zerfallsprodukte nicht zu Muskelkontraktionen führen müssen. Die zum Auftreten von Zellschutt führende Degeneration der Mitteldarmepithelzellen ist demnach m.E. auf die Kontraktion der Mitteldarmmuskulatur zurückzuführen.

⁺⁺⁾ = Siehe Fussnote S. 28.

Zusammenfassung.

1. Die Arbeit befasst sich mit dem schwarzbraunen Mehlkäfer, *Tribolium destructor* Uyttenb..Es werden die larvale Entwicklungsdauer, die Metamorphose des Darmtrakts vom Stadium der mittleren Puppe an und die auf Carnitinunterdosierung zurückzuführenden Schäden behandelt.
2. Die larvale Entwicklungsdauer ist von der Bevölkerungsdichte der Kulturen abhängig.In besonderem Masse wird dabei die "Wanderzeit" beeinflusst.
3. Bei Uebervölkerung kann zwischen dem 6. und dem letzten Larvenstadium ein Zwischenstadium eingeschoben werden.Dies wird auch durch das Verhalten der Kopfkapselbreiten und der Volumina der Corpora allata deutlich erkennbar.
4. Im Vorderdarmepithel tritt während der Abscheidung der imaginalen Intima um den Zellkern eine Sekretvakuole auf, die mit der gesteigerten Aktivität der Zelle in Verbindung gebracht wird.
5. *T. destructor* besitzt einen gut ausgebildeten Proventrikel.In diesem werden, im Gegensatz zu *Tenebrio molitor*, acht Längsreihen von feinen Borsten angelegt.
6. Die Verbindung vom Mitteldarm zum Vorderdarm wird in der alten Puppe durch eine Gewebssalte verschlossen, die sich aus dem Mitteldarmepithel im Bereich der Valvula cardiaca kuppelartig in den Mitteldarm hineinwölbt.Kurz vor dem Schlüpfen der Imago wird dieser Verschluss wieder geöffnet und die Gewebssalte zurückgebildet.
7. Der in der mittleren Puppe noch stark erweiterte Mitteldarm wird während der darauf folgenden Entwicklungsphase verengt.In der alten Puppe findet eine erneute Schleimsekretion statt;durch Sekretstauung wird der Mitteldarm bis zum Schlüpfen der Imago stark erweitert.Im Laufe des ersten Tages nach dem Schlüpfen der Imago nimmt der Mitteldarm seine endgültige Gestalt an.
8. Die Entwicklung der Kryptenschläuche aus den Regenerationsnestern beginnt in der mittleren Puppe und ist in der alten Puppe abgeschlossen.
9. Der Mitteldarm geht in der mittleren Puppe unmittelbar in den Enddarm über.Die Valvula pylorica wird erst in der alten Puppe fertig ausgebildet.
10. Der Enddarm verläuft in der mittleren Puppe noch sehr oft gerade. Die Enddarmschlinge entwickelt sich erst im weiteren Verlauf der Metamorphose.
11. Bei Carnitinunterdosierung treten bei den Imagines krampfartige Kontraktionen der Mitteldarm- und z.T. auch der Skelettmuskulatur auf.Dadurch wird das Abdomen häufig nahezu rechtwinkelig hochgebogen.Die Beine bleiben bei toten Tieren in "Laufstellung".
12. Durch die Kontraktionen der Darmmuskulatur wird der Mitteldarmschleim nach vorne gepresst;dadurch werden im Bereich des Kopfes blindsackförmige Darmausstülpungen hervorgerufen.Gleichzeitig erfolgt im Mitteldarm ein starker Epithelzerfall.
13. Die Cuticula der Imagines ist häufig nicht ausgefärbt.Es handelt sich dabei um eine Sekundärschädigung, die durch die Muskelkontraktion und den Zerfall des Darmepithels begründet ist.
14. In carnitinfreien Diäten kamen unerwartet gelegentlich einige wenige Imagines zur Entwicklung.Die Zahl der zur Metamorphose kommenden Tiere kann aber erhöht werden, wenn Larvenexuvien oder deren Extrakte bzw. Rückstände anstelle einer anderen Carnitinquelle mitverfüttert werden.

Literatur.

Die mit + bezeichneten Schriften standen mir nur in Referaten zur Verfügung.

- ARVY, L. u. M. GABE⁺ : Particularités histophysiologiques des glandes endocrines céphaliques des *Tenebrio molitor* L. C.R.A.S. 237, 844-846, 1953
- BARTON-WRIGHT, E. : Flour and the growth of *Tribolium*. Nature 148, 565-566, 1941
- BEAMENT, J. : The cuticular lipoids of insects. J.exp.Biol. 21, 115-131, 1945
- BERGER, B. : Ueber die Widerstandsfähigkeit der *Tenebrio*-larven gegen Austrocknung. Arch.ges.Physiol. 118, 607-612, 1907
- BHATTACHARYYA, P., S. FRIEDMAN u. G. FRAENKEL : The effect of some derivatives and structural analogs of carnitine on the nutrition of *Tenebrio molitor* L. Arch.Biochem.Biophys. 54, 424-431, 1955
- BIEDERMANN, W. : Beiträge zur vergleichenden Physiologie der Verdauung der Larve von *Tenebrio molitor*. Arch.ges.Physiol. 72, 105-162, 1898
- BRAUN, M. : Das Darmepithel der Insektenlarven während der Häutung. Z.wiss.Zool. 103, 115-170, 1912
- BUCHMANN, W. : Zur Ernährungsphysiologie normaler und hungerner *Pyrausta*-Raupen. 1. Ueber die Zellveränderungen im Mitteldarm während der Sekretion. Zool.Anz. 79, 223-243, 1928
- BUCHNER, P. : Tier und Pflanze in Symbiose. Berlin, 2. Aufl. 1930
- ,- : Endosymbiose der Tiere mit pflanzlichen Mikroorganismen. Basel, Birkhäuser 1953
- v. BUDDENBROCK, W. : Vergleichende Physiologie, Bd. III. Basel, Birkhäuser 1956
- ,- : Beitrag zur Histologie und Physiologie der Raupenhäutung mit besonderer Berücksichtigung der Verson'schen Drüsen. Z.Morph.Oekol.Tiere 18, 701-725, 1930
- BUSNEL, R. u. A. DRILHON : Sur l'utilisation de la vitamine B₂ par *Tenebrio molitor* en présence de sulfamide. C.R.A.S. 226, 280-281, 1948

- BUXTON, P. :Evaporation from the mealworm (*Tenebrio: Coleoptera*) and atmosphaeric humidity. Proc.Roy.Soc.London, Ser.B. 106, 560-577, 1930
- CHAUVIN, R. :Physiologie de l'insecte. Imprimerie Union, Paris 1949
- CHANG, Peh-I u. :Histopathology of Vit._{B_T} (Carnitine) deficiency in larvae of mealworm, *Tenebrio molitor* L. Physiol.Zool.27, 259-267, 1954
- + CHAPMAN, R. :Inhibiting the process of metamorphosis in the confused flourbeetle (*Tribolium confusum* Duv.). J.exp.Zool.45, 293-299, 1926
- COOPER, M. u. :Nutritives requirements of the small eyed flour-beetle, *Palorus ratzeburgi* Wissman (*Tenebrionidae*, *Coleoptera*). Physiol.Zool.25, 20-28, 1952
- G.FRAENKEL
- DAVIS, G. :Amino acid requirements of *Oryzaephilus surinamensis* (*Coleoptera*, *Silvanidae*) for pupation. Can.J.Zool.34, 82-85, 1952
- + DADD, R. :Proteolytic activity of the midgut in relation of feeding in the beetles *Tenebrio molitor* L. and *Dytiscus marginalis* L. J.exp.Biol.33, 311-324, 1956
- DEEGENER, P. :Entwicklung der Mundwerkzeuge und des Darmkanals von *Hydrophilus*. Z.wiss.Zool.68, 113-168, 1900
- ,- :Die Entwicklung des Darmkanals der Insekten während der Metamorphose. Zool.Jahrb., Abt. Anat. u. Ontog. 20, 499-676, 1904
- ,- :Die Entwicklung des Darmkanals der Insekten während der Metamorphose. Zool.Jahrb., Abt. Anat. u. Ontog. 26, 45-182, 1908
- v.DEHN, M. :Untersuchungen über die Bildung der peritrophischen Membran bei den Insekten. Z.Zellforschg.u.mikr.Anat.19, 79-105, 1933
- DICKMANN, A. :Studies on the waxmoth, *Galleria mellonella*, with particular reference to the digestion of wax by the larvae. J.cell.and comp.Physiol.3, 223-246, 1933
- + DISER, G. :Ueber die physiologische Rolle der Flügeldecken und der Subelytralhöhle bei Schwarzkäfern (*Tenebrionidae*) der Steppen und Wüsten. Zool.Z.34, 319-322, 1955
- DUSPIVA, F. :Ein Beitrag zur Kenntnis der Verdauung der Wachsmottenraupen. Z.vergl.Physiol.21, 632-641, 1935

- DUSPIVA, F. :Beiträge zur Histophysiologie des Insektendarmes.
1. Untersuchungen über die Verteilung der proteo-
lytischen Enzyme sowie der Sekret- u. Resorptions-
zellen im Darm von *Dytiscus marginalis*.
Protoplasma 32, 211-250, 1939
- EIDMANN, H. :Die Durchlässigkeit des Chitins
bei osmotischen Vorgängen.
Biol. Zbl. 42, 429-435, 1922
- v. EMDEN, F. u. :Ueber *Tribolium destructor* Uytt..
R. SCHOLZ Ent. Blätter 30, 44, 1934
- , - u. --, - :Biologische Mitteilungen über *Tribolium*
(Stene) *destructor* Uytt..
Ent. Blätter 31, 36, 1935
- EVANS, A. u. :The utilisation of food by the larvae
E. GOODLIFFE of the mealworm *Tenebrio molitor* L.
Proc. Roy. Soc. London, Ser. A. 14, 57-62, 1939
- EVENIUS, C. :Ueber die Entwicklung der Rectaldrüsen
von *Vespa vulgaris*.
Zool. Jahrb., Abt. Anat. u. Ontog. 56, 349-372, 1932
- FAUSSEK, V. :Beiträge zur Histologie des Darmkanals der Insekten.
Z. wiss. Zool. 45, 694-712, 1887
- FRAENKEL, G. :Effect and distribution of Vit. B_T.
Arch. Biochem. Biophys. 34, 457-468, 1951
- , - :Isolation procedures and certain
properties of Vit. B_T.
Arch. Biochem. Biophys. 34, 468-477, 1951
- , - :Vitamin B_T. 1. Deficiency symptoms, method of testing,
distribution, isolation procedures and some properties.
Federation proceedings 10, 183-184, 1951
- , - :The identity of vitamin B_T with carnitine.
Arch. Biochem. Biophys. 35, 241-242, 1952
- , - :Studies on the distribution of Vitamin
B_T (carnitine).
Biol. Bull. 104, 359-371, 1953
- , - :The distribution of Vitamin B_T (carnitine)
throughout the animal kingdom.
Arch. Biochem. Biophys. 50, 486-495, 1954
- , - :Inhibitory effects of sugars on the
growth of the mealworm, *Tenebrio molitor* L.
J. cell. and comp. Physiol. 45, 393-408, 1955
- FRAENKEL, G. et al. :The nutrition of the mealworm *Tenebrio molitor* L.
Physiol. Zool. 23, 92-108, 1950

- FRAENKEL, G. u. :The natural foods and food requirements of several species of stored products insects. Proc. Roy. Ent. Soc. London, 93, 457-490, 1943
- ,- u. --,- :The sterol requirements of several insects. Biochem. J. 37, 692-695, 1943
- ,- u. --,- :The vitamin B - complex requirements of several insects. Biochem. J. 37, 686-692, 1943
- ,- u. --,- :Vitamins of the B-group required by insects. Nature 151, 703-704, 1943
- FRAENKEL, G. u. :Manifestations of a vitamin B_T (Carnitine) deficiency in the larvae of the mealworm, Tenebrio molitor L. Physiol. Zool. 27, 40-56, 1954
- CHANG, Peh-I
- FRAENKEL, G. u. :Carnitine S. FRIEDMAN Vitamins and hormones, 15, 73-118, 1957
- FRAENKEL, G. u. :Nouvelles recherches sur les besoins nutritifs de la larve du Tenebrio molitor L. (Insecte, Coléoptère). Arch. internat. Physiol. Bioch. 64, 601-622, 1956
- J. LECLERCQ
- FRAENKEL, G. u. :The amino acid requirements of the confused flour beetle, Tribolium confusum Duv. Biol. Bull. 106, 149-157, 1954
- G. PRINTY
- FRAENKEL, G. u. :The structure of insect cuticles. Proc. Roy. Soc. London, Ser. B, 134, 111-114, 1947
- K. RUDALL
- FRANK, P. :Tribolium destructor Uytt. in Hamburg. Ent. Blätter 31, 211, 1935
- FRENCH, E. u. :Carnitine (vitamin B_T) as a nutritional requirement for the confused flourbeetle. Nature 173, 173, 1954
- G. FRAENKEL
- FRENZEL, G. :Der Verdauungstraktus der Larve des Tenebrio molitor. Zool. Anz. 5, 215-217, 1882
- ,- :Ueber Bau und Tätigkeit des Verdauungskanaals der Larve des Tenebrio molitor unter Berücksichtigung anderer Arthropoden. Berl. ent. Z. 26, 267-316, 1882
- FRÖBRICH, G. :Darstellung von Konzentraten des "Tribolium-Imago-Faktors" (TIF) und seine vermutliche chemische Natur. Naturwiss. 40, 344-345, 1953
- ,- :Der "Tribolium-Imago-Faktor" (TIF) durch Carnitin ersetzbar. Naturwiss. 40, 556, 1953

- FRÖBRICH, G. :Die Caseindosierung in synthetischen Diäten für die Aufzucht von *Tribolium confusum* Duv. (Tenebrionidae, Coleoptera). Naturwiss. 40, 556, 1953
- ,- :Neue Ergebnisse experimenteller Untersuchungen zur Ernährungsphysiologie des Reismehlkäfers *Tribolium confusum* Duv. (Tenebrionidae, Coleoptera). Z. Vitamin-, Hormon- u. Fermentforschg. 6, 1-24, 1954
- ,- :Untersuchungen über Vitaminbedarf und Wachstumsaktivatoren bei Insekten. Z. vergl. Physiol. 27, 335-383, 1940
- FRÖBRICH, G. u. K. OFFHAUS :Ein neuer Nahrungsfaktor, der die Metamorphose von *Tribolium confusum* Duv. (Tenebrionidae, Coleoptera) ermöglicht. Naturwiss. 39, 575, 1952
- ,- u. --,- :Neue Befunde zur Ernährungsphysiologie des Reismehlkäfers *Tribolium confusum* Duv. Verh. d. Dt. Zool. Ges. 1952, 361-365
- ,- u. --,- :Der qualitative Vitamintest mit dem Reismehlkäfer *Tribolium confusum* Duv. (Tenebrionidae, Coleoptera) als Testorganismus. Z. Vitamin-, Hormon- u. Fermentforschg. 2, 358-369, 1953
- GEBELEIN, H. u. H. HEITE :Statistische Urteilsbildung. Springer Verlag, Berlin 1951
- GERSCH, M. :Untersuchungen über die Bedeutung der Nukleolen im Zellkern. Z. Zellforschg. u. mikr. Anat. 30, 483-528, 1940
- GRELL, K. :Der Darmtraktus von *Panorpa communis* L. und seine Anhänge bei Larve und Imago. Zool. Jahrb., Abt. Anat. u. Ontog. 64, 1-86, 1938
- GRESSION, R. :The cytology of the midgut and the hepatic caecum of *Periplaneta orientalis*. Quart. J. mikr. Sci. 77, 317-344, 1934
- ,- :A study of secretion and cytoplasmic inclusions in the cells of salivary glands of *Tipula paludosa*. Z. Zellforschg. u. mikr. Anat. 25, 131-142, 1936
- GUNN, D. u. R. KNIGHT :The biology and behaviour of *Ptinus tectus* Boie (Coleoptera, Ptinidae) a pest of stored products. VI. Culture conditions. J. exp. Biol. 21, 132-143, 1945
- GUNN, D. u. D. PIELOU :The humidity behaviour of the mealwormbeetle, *Tenebrio molitor* L. III. The mechanism of reaction. J. exp. Biol. 17, 307-316, 1940
- HANSTROEM, B. :Die Corpora cardiaca und Corpora allata der Insekten. Biol. gen. 15, 485-531, 1942

- HAVELKA, J. u. J. WINKLER : Popis kukly škůdce *Tribolium destructor* Uyttenb.. The destructive flour beetle *Tribolium destructor* Uyttenb..-Description of the pupa. (Coleoptera, Tenebrionidae). Ent. Listy, 13, 121-125, 1951
- ,- u. --,- : Studie o škůdci *Tribolium destructor* Uyttenb.. The destructive flour beetle *Tribolium destructor* Uyttenb.. Zool.ent. Listy, 1, (15), 230-237, 1951
- HINTON, H. : Secondary sexual characters of *Tribolium*. Nature, 149, 500-501, 1942
- ,- : A synopsis of the genus *Tribolium* Mc. Leay, with some remarks of its species groups. (Coleoptera, Tenebrionidae). Bull.ent. Research 39, 13-55, 1949
- ,- : Entomology. Dietary requirements of insects. Amino acids and vitamins. Sci. progr. 174, 292-309, 1956
- HOCHRAINER, H. : Der Wassergehalt bei Insekten und die Faktoren, die denselben bestimmen. Zool. Jahrb., Abt. allg. Zool. u. Physiol. 60, 387-436, 1942
- HOOP, M. : Häutungshistologie einiger Insekten. Zool. Jahrb., Abt. Anat. u. Ontog. 57, 433-464, 1933
- HOPP, H. : Histologische Veränderungen in den Organen der Kleiderlaus (*Pediculus vestimenti* N.) unter Einwirkung von Insecticiden (chlorierte Kohlenwasserstoffe). Zool. Jahrb., Abt. allg. Zool. u. Physiol. 64, 267-322, 1953
- HOWE, R. : The effect of temperature and humidity on the rate of development and mortality of *Tribolium castaneum* Hbst. (Coleoptera, Tenebrionidae). Ann. appl. Biol. 44, 356-368, 1956
- HUESING, J. : Ueber einige Fälle von Darmausstülpung bei den Larven von *Bombyx mori* L. (Lep., Bomb.). Zool. Anz. 112, 268-270, 1935
- HULTIN, T. : The corpora allata in various castes of ants. Kungl. fysiogr. Sällsk. i. Lund förhandlingar 17, Nr. 10, 1947
- HUOT, L., R. BERNARD u. A. LEMONDE : Aspects quantitatifs des besoins en minéraux des larves de *Tribolium confusum* Duv. I. Pourcentage optimum d'un mélange salin. Can. J. Zool. 35, 513-518, 1957
- ,- , --,- u. --,- : Aspects quantitatifs des besoins en minéraux des larves de *Tribolium confusum* Duv. II. Pourcentage optimum des cations Mg, Ca, Na et K. Can. J. Zool. 36, 7-13, 1958

- HUOT, L., R. VILLE-NEUVE, R. BERNARD u. A. LEMONDE : Etude biochimique de la métamorphose de *Tribolium confusum* Duv. (Coléoptère, Tenebrionidae). Can. J. Zool. 34, 603-613, 1956
- ITO, Toshio u. G. FRAENKEL : -butyrobetaine as a specific antagonist for carnitine in the development of the early chickembryo. J. gen. Physiol. 41, 279-288, 1957
- JOCHUM, F. : Durch Diäthyl-p-nitrophenylthiophosphat abgeänderte Reaktionsketten im Insektenorganismus. Höfchen-Briefe 9, 289-348, 1956
- JOCHUM, F. u. A. JUNG : Die Sekretion des Mitteldarmes von *Tenebrio molitor* L. und die Regulation des Wasserhaushaltes bei verschiedenen Temperaturen und Luftfeuchten. Z. vergl. Physiol. 38, 391-412, 1956
- JOHANSSON, A. : The relationship between corpora allata and reproductive organs in starved female *Leucophaea maderae* (Blattaria). Biol. Bull. 108, 40-44, 1955
- KALMUS, H. : Einfache Experimente mit Insekten. Birkhäuser, Basel 1950 S. 64-65
- KARAWAIEW, W. : Ueber Anatomie und Metamorphose des Darmkanals der Larve von *Anobium paniceum*. Biol. Zbl. 19, 122-130, 161-171, 196-202, 1899
- KAUDEWITZ, H. : Die Wuchsstoffverteilung im larvalen Fettkörper von *Tenebrio molitor* L. Z. vergl. Physiol. 35, 380-415, 1953
- KEMPER, H. : Die Haus- und Gesundheitsschädlinge und ihre Bekämpfung. Berlin, Duncker und Humblot, 1943
- KOCH, A. : Symbionten und Vitamine. Naturwiss. 21, 543, 1933
- ,- : Ueber das Verhalten symbiontenfreier Sitodreparlarven. Biol. Zbl. 53, 199-203, 1933
- ,- : Parasitological reviews. The Experimental Elimination of Symbionts and its Consequences. Exp. Parasitology 5, 481-518, 1956
- ,- : Symbiose und Ernährung. Münchener Med. Wochenschr. 98, 1309-1313, 1956
- ,- : Die physiologische Bedeutung der Symbionten für den Wirtsorganismus. Verh. Dt. Ges. innere Med. 1957, S. 55-64
- KOCH, A., K. OFFHAUS, I. SCHWARZ u. J. BANDIER : Symbiosieforschung und Medizin. Ein Beitrag zur Klärung des Wirkungsmechanismus des Vitamin B-Komplexes nebst einer kritischen Betrachtung zum "Vitamin T - Problem". Naturwiss. 38, 339-345, 1951

- KOLLER, G. :Vergleichende Physiologie der Hormonwirkungen.
5.Coll.Ges.Physiol.Chemie,Mosbach/Baden 1954
- KUEHNELT, W. :Ueber den Bau des Insektenskelettes.
Zool.Jahrb.,Abt.Anat.u.Ontog.50,219-278,1928/29
- LECLERCQ, J. :Aspects qualitatifs des besoins en glucides
chez "Tenebrio molitor" L..
Arch.internat.Physiol.56,130-133,1948
- ,- :Importance des glucides dans la nutrition
des larves de "Tenebrio molitor" L..
Arch.internat.Physiol.56,28-34,1948
- ,- :Sur les besoins en stéroïdes des larves
de "Tenebrio molitor" L..
Biochem.Biophys.Acta 2,614-617,1948
- ,- :Sur les besoins nutritifs de la
larve de "Tenebrio molitor" L..
Biochem.Biophys.Acta 2,329-332,1948
- ,- :La biotine, facteur de croissance pour
Tenebrio molitor L..
Arch.internat.Physiol.57,67-70,1949
- ,- :Nouvelles recherches sur la physiologie de
l'inanition chez "Tenebrio molitor" L..
Arch.internat.Physiol.57,173-184,1949
- + --,- :Ecologie et physiologie des populations
de Tenebrio molitor L.(Insecte,Coléoptère).
Physiol.comp.Oecol.2,161-180,1950
- ,- :La vitamin T, facteur de croissance pour
les larves de Tenebrio molitor.
Arch.internat.Physiol.57,350-352,1950
- ,- :Vitamins and proteins in the nutrition
of Tenebrio molitor larvae.
Proc.Physiol.Soc.14.April 1951 J.Physiol.114
- + --,- :Action vitaminique de la "dl-carnitine" chez
"Tenebrio molitor L." (Insecte,Coléoptère).
Arch.internat.Physiol.62,101-108,1954
- ,- :Nouvelles recherches sur la variabilité des
Tenebrio molitor L. et obscurus F. (Insectes,
Coléoptères) élevés en colonies.
Physiol.comp.Oecol.4,89-100,1955
- ,- :New data about dl-carnitine as a growth
factor for Tenebrio molitor larvae.
Voeding 16,785-790,1955
- ,- :Recherches de sous-races bionomiques chez
Tenebrio molitor L. (Insecte,Coléoptère).
Bull.Soc.Roy.Scién.Liege 2-3,60-68,1955

- LECLERCQ, J. : Sur la valeur nutritive des farines d'orge pour *Tenebrio molitor* L. Bull. Ann. Roy. Ent. Belg. 91, 66-69, 1955
- ,- : Variabilité du développement chez deux races de *Tenebrio molitor* L. (Insecte, Coléoptère) élevées en colonies dans un milieu nutritif optimal. Bull. Soc. Roy. Scien. Liege 2-3, 52-59, 1955
- ,- : Importance de la carnitine dans la nutrition du *Gnathocerus cornutus* F. (Coléoptère, Tenebrionidae). Arch. internat. Physiol. Bioch. 65, 337-345, 1957
- LEMONDE, A. u. R. BERNARD : Nutrition des larves de *Tribolium confusum* Duv. I. Recherche d'un régime synthétique basal satisfaisant leurs besoins nutritifs. Can. J. Zool. 29, 71-79, 1951
- ,- u. --,- : Nutrition des larves de *Tribolium confusum* Duv. II. Importance des acides aminés. Can. J. Zool. 29, 80-83, 1951
- v. Lengerken, H. : Nachhinkende Entwicklung und ihre Folgeerscheinungen beim Mehlkäfer. Jen. Z. Naturwiss. 67, Plate-Festschr., 1937
- ,- : Beeinflussung des Lebenszyklus von *Tenebrio molitor* L. durch äussere Faktoren. Verh. Dt. Zool. Ges. 30, 132-135, 1950
- + LORD, K. : The effect of insecticides on respiration. II. The effect of a number of insecticides on the oxygen uptake of adult *Tribolium castaneum* Hbst. at 25 C. Ann. appl. Biol. 37, 105-122, 1950
- MAGIS, N. : Aperçu de l'histoire naturelle des complexes d'espèces du genre *Tribolium* (Mac Leay 1825) (Coléoptera, Tenebrionidae). Inst. Roy. Scien. Nat. Belg. Bull. 30, Nr. 25, 1954
- ,- : Nutrition comparée des *Tribolium*. I. Elevage des *Tribolium* (*Tribolium confusum* Duv., *T. castaneum* Hbst., *T. destructor* Ytttenb.) dans seize espèces de céréales. Bull. Soc. Roy. Scien. Liege 11, 402-420, 1954
- ,- : Nutrition comparée des *Tribolium*. II. Importance du cholestérol et des facteurs de la levure dans la nutrition des larves de *Tribolium confusum* Duv., *T. castaneum* Hbst. et *T. destructor* Ytttenb. (Insectes, Coléoptères). Bull. Soc. Chim. biol. 36, 681-690, 1954
- ,- : Nutrition comparée des *Tribolium*. III. Action vitaminique de la dl-carnitine chez *Tribolium castaneum* Herbst (Insecte, Coléoptère). Arch. internat. Physiol. 62, 505-511, 1954

- MANSOUR, K. :The development of the larval and adult midgut of *Calandra oryzae* L. :The rice weevil. Quart. J. micr. Sci. 71, 313-352, 1927
- + MARCUCCI, G. :L'osmoregolatione nel "*Tenebrio molitor*" L. (Col., Tenebrionidae). Atti acad. naz. Linzei, Ser. 8, 20, 492-500, 1956
- MARSHALL, W. :The development of the compound eye of the confused flourbeetle, *Tribolium confusum* Jacq.. Trans. Wisc. Acad. Sci. arts and letters 23, 611- 630, 1927
- MATHLEIN, R. :Undersökningar rörande förradsskadedjur. III. Svartbruna mjölbaggen, *Tribolium destructor* Uytt., ett nytt, ekonomiskt viktigt skadedjur. Stat. Växtskyddsanstalt Medd. 41, 5-38, 1943
- MEDNIKOWA, M. :Endokrinnue schelesü corpora allata i corpora cardiaca komarow (semja Culicidae). Zool. Ž. 31, 676-684, 1952
- MURRAY, M., M. COOPER :Nutritive requirements of the small-eyed flour beetle, *Palorus ratzeburgi* Wissman (Tenebrionidae, Coleoptera). Physiol. Zool. 25, 20-27, 1952
- u. G. FRAENKEL
- NABERT, A. :Die Corpora allata der Insekten. Z. wiss. Zool. 104, 197-385, 1913
- OFFHAUS, K. :Der Vitaminbedarf des Reismehlkäfers *Tribolium confusum* Duv.. Z. Vitamin-, Hormon- u. Fermentforschg. 4, 555-563, 1952
- PALM, N. :Structure and physiology of the stink glands in *Tribolium destructor* Uytt. (Col.). Op. ent. 11, 119-132, 1946
- ,- :Sexual differences in size and structure of the corpora allata in some insects. Kungl. svenska vetensk. Handlingar, Ser. 4, 1, 1-23, 1949
- ,- :The rectal papillae in insects. Acta univers. Lund, N. S. 45, 1-29, 1949
- PARK, T. :Observations on the general biology of the flour beetle, *Tribolium confusum* Duv.. Quart. Rev. Biol. 9, 36-54, 1934
- ,- :Studies in population physiology. IV. Some physiological effects of conditioned flour upon *Tribolium confusum* Duval and its populations. Physiol. Zool. 8, 91-115, 1935
- ,- :Studies in population physiology. V. The oxygen consumption of the flour beetle, *Tribolium confusum* Duv.. J. cell. and comp. Physiol. 7, 313-323, 1936

- PARK, T. :Studies in population physiology.
VIII. The effect of larval population density
on the postembryonic development of the
flour beetle, *Tribolium confusum* Duv..
J.exp.Zool.72, 51-70, 1938
- + PARK, T. u.
M. FRANK :The population history of *Tribolium*
free of sporozoa infection.
J.anim.Ecol.19, 95-105, 1950
- PARK, T., E. MILLER :Studies in population physiology.
u. C. LUTHERMAN IX. The effect of imago population density
on the duration of the larval and pupal
stages of *Tribolium confusum* Duv..
Ecology 20, 365-373, 1939
- + PATAY, R. :Physiologie du cryptonephridism chez la
larve du coléoptère *Tenebrio molitor* L..
Bull.Soc.Zool.France 61, 207-215, 1936
- PATTON, R. u. :The rates of excretion of certain substances
R. CRAIG by the larvae of the mealworm, *Tenebrio molitor* L..
J.exp.Zool.81, 437-458, 1939
- PFLUGFELDER, O. :Untersuchungen über die Funktion der
Corpora allata der Insekten.
Verh.Dt.Zool.Ges. 1937, S. 121-129
- ,- :Bau, Entwicklung und Funktion der Corpora
allata und cardiaca von *Dixippus morosus*.
Z.wiss.Zool.149, 477-512, 1937
- ,- :Volumetrische Untersuchungen an den Corpora
allata der Honigbiene, *Apis mellifica* L..
Biol.Zbl.67, 223-241, 1948
- PLOTNIKOW, W. :Ueber die Häutung und über einige
Elemente der Haut der Insekten.
Z.wiss.Zool.76, 333-366, 1904
- POTTER, C. :The occurrence of *Tribolium destructor*
Uytt. in seeds in England.
Ent.mon.Mag.25, 114-115, 1939
- PRYOR, M. :On the hardening of the cuticle of insects.
Proc.Roy.Soc.London, Ser. B, 128, 394-406, 1939
- RADTKE, A. :Hemmung der Verpuppung beim Mehlkäfer,
Tenebrio molitor L..
Naturwiss.30, 451-452, 1952
- RAMME, W. :Die Bedeutung des Proventriculus
bei Coleopteren und Orthopteren.
Zool.Anz.38, 333-336, 1911
- RENGEL, C. :Ueber die Veränderungen des Darmepithels bei
Tenebrio molitor L. während der Metamorphose.
Z.wiss.Zool.62, 1-60, 1897

- RENGEL, C. : Ueber die periodische Abstossung und Neubildung des gesamten Mitteldarmepithels bei *Hydrophilus*, *Hydrous* und *Hydrobius*.
Z.wiss.Zool. 63, 440-455, 1898
- REYNOLDS, J. : Effect of parental feeding on the rate of development and mortality of *Tribolium destructor* Uyttenboogaart (Coleoptera, Tenebrionidae).
Nature 151, 55, 1943
- ,- : On the inheritance of food effects in a flour beetle, *Tribolium destructor*.
Proc. Roy. Soc. London, Ser. B, 132, 438-452, 1944
- RICHARDS, A. : The integument of arthropods.
University of Minnesota press, Minneapolis 1951
- ,- : The cuticle of arthropods.
Ergebnisse der Biologie 20, 1-26, 1958
- ROSENTHAL, H. u. C. GROB : Ueber den Vitaminbedarf des amerikanischen Reismehlkäfers *Tribolium confusum* Duval.
Z. Vitaminforschg. 17, 27-35, 1946
- ROSENTHAL, H. u. T. REICHSTEIN : Der Vitaminbedarf des amerikanischen Reismehlkäfers *Tribolium confusum* Duval.
Z. Vitaminforschg. 15, 341-367, 1944
- RUNGIUS, H. : Der Darmkanal (der Imago und Larve) von *Dytiscus marginalis*.
Z.wiss.Zool. 89, 179-287, 1911
- RUSS, E. : Die postembryonale Entwicklung des Darmkanals bei den Trichopteren (*Anabolia laevis* Zett.).
Zool. Jahrb., Abt. Anat. u. Ontog. 25, 675-770, 1908
- + RYBICKI, M. : The participation of the intestinal microflora in the nourishing processes of larvae of *Galleria mellonella* L..
Ann. Univ. Maria Curie-Sklodowska, Sect. C., 8, 15-55, 1953
- SILVO, O. : Rohmukuoriainen (*Tribolium destructor* Uytt.) selluloosan sulattamiskyvystä.
Ann. ent. fenn. Helsinki 15, 135-138, 1949
- SCHALL, H. : Nahrungsmitteltabelle.
J.A. Barth - Verlag, Leipzig 1939
- SCHNEIDER, H. : Morphologische und experimentelle Untersuchungen über die Endosymbiose der Korn- und Reiskäfer (*Calandra granaria* L. und *Calandra oryzae* L.).
Z. Morph. u. Oekol. Tiere 44, 555-625, 1956
- + SCHULZ, F. u. M. BECKER : Zur Biologie des Mehlwurmes (*Tenebrio molitor*).
II. Mitt.: Tenebrioglykol, ein wachsartiger Stoff.
Biochem. Z. 232, 189-195, 1931

- SCHWARZ, I. : Untersuchungen an Mikrosporidien minierender Schmetterlingsraupen, den Symbionten Portiers. Z.Morph.u.Oekol.Tiere 13, 665-705, 1929
- THIEL, H. : Vergleichende Untersuchungen an den Vormägen von Käfern. Z.wiss.Zool.147, 395-432, 1936
- TONKOV, V. : Ueber den Bau der Rectaldrüsen bei Insekten. Z.Morph.u.Oekol.Tiere 4, 416-429, 1925
- UYTTENBOOGAART, D. : Revision des Genus Tribolium (Coleoptera, Tenebrionidae). Ent.Blätter 30, 20-31, 1934
- WEBER, E. : Grundriss der biologischen Statistik. Jena 1948
- WEBER, H. : Lehrbuch der Entomologie. Jena 1933
- WERMEL, E. u. : Studien über Zellengrösse und Zellenwachstum. Z.IGNATIEWA III. Mitt.: Ueber die Veränderungen der Kerngrösse bei Vergiftungen. Z.Zellforsch.u.mikr.Anat.17, 476-504, 1933
- WEYER, F. : Epithelerneuerung im Mitteldarm der Termiten während der Häutung. Z.Morph.u.Oekol.Tiere 30, 648-673, 1936
- WIGGLESWORTH, V. : The determination of characters at metamorphosis in Rhodnius prolixus (Hemiptera). J.exp.Biol.17, 201-222, 1940
- ,- : Transpiration through the cuticle of insects. J.exp.Biol.21, 97-114, 1945
- ,- : Water relations of insects. Experientia 2, 210-214, 1946
- ,- : The epicuticle of an insect, Rhodnius prolixus (Hemiptera). Proc.Roy.Soc.London, Ser.B, 134, 163-180, 1947
- ,- : The structure and deposition of the cuticle in the adult mealworm, Tenebrio molitor L. (Coleoptera). Quart.J.micr.Sci.89, 197-218, 1948
- ,- : The principles of insect physiology. London - New York 1950
- WIGGLESWORTH, V. u. : The loss of water during ecdysis in J.GILLET Rhodnius prolixus Stal. (Hemiptera). Proc.Roy.Ent.Soc.London, Ser.A, 11, 104-107, 1936

Tafel I

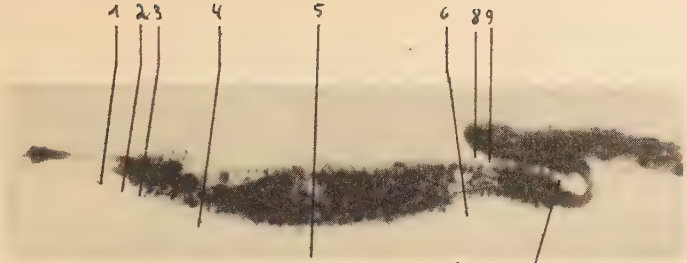


Fig. 12

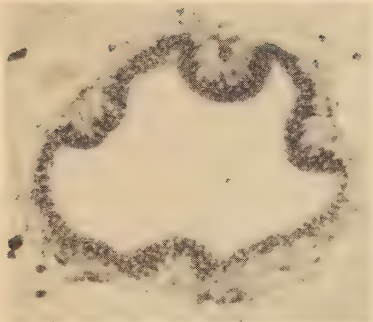


Fig. 13



Fig. 14

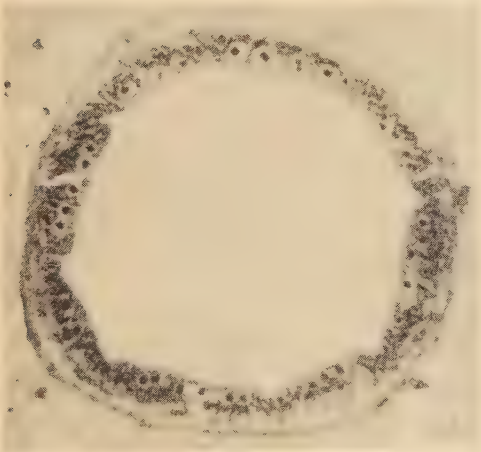


Fig. 15



Fig. 18

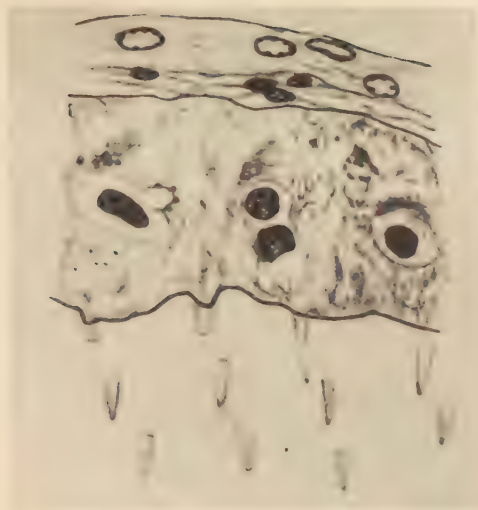


Fig. 16

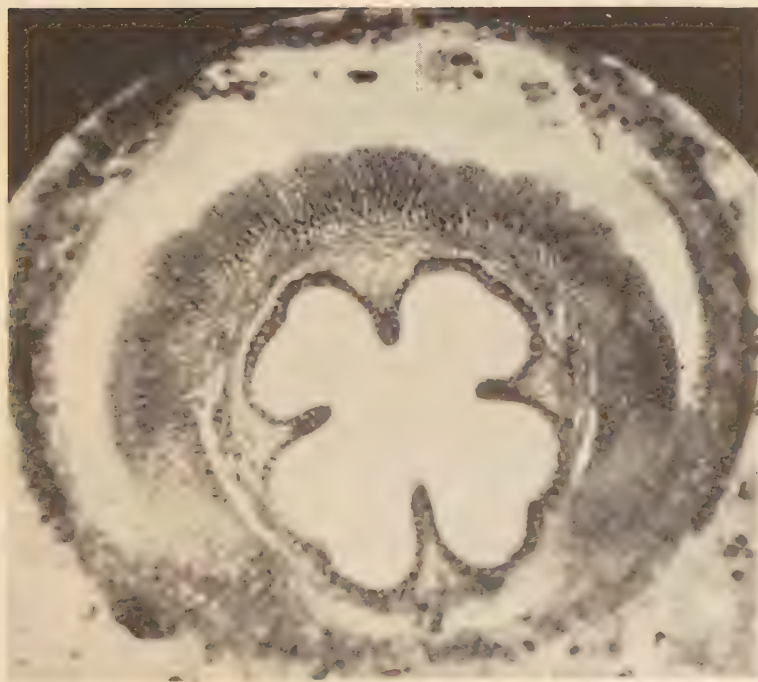


Fig. 17

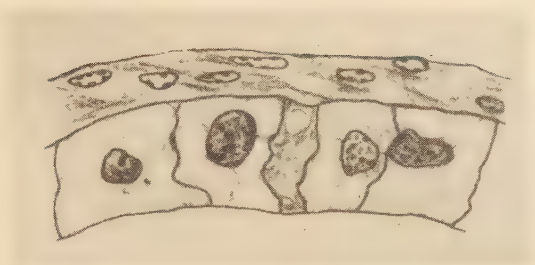


Fig. 19



Fig. 20

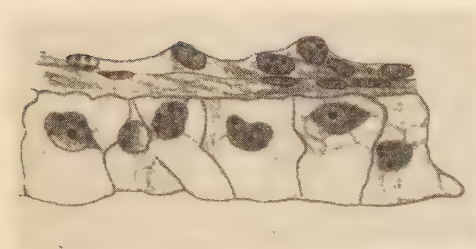


Fig. 21



Fig. 22



Fig. 23

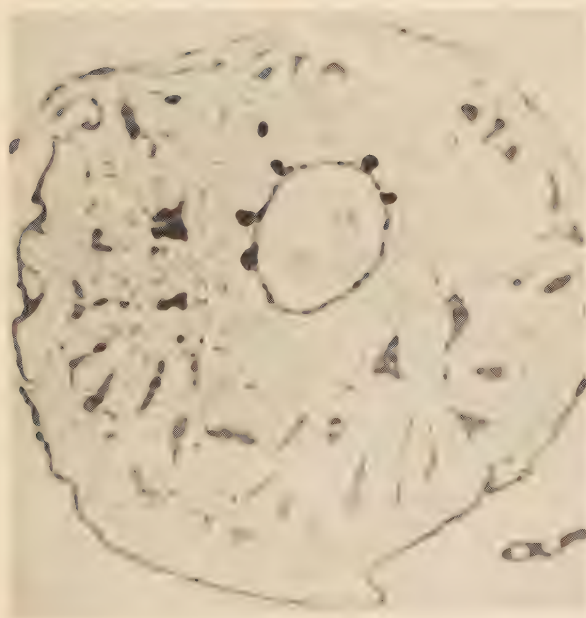


Fig. 24

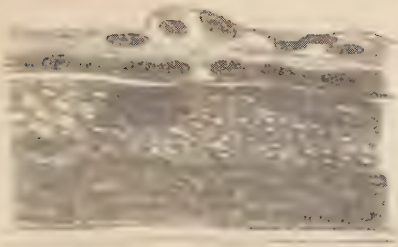


Fig. 26



Fig. 27

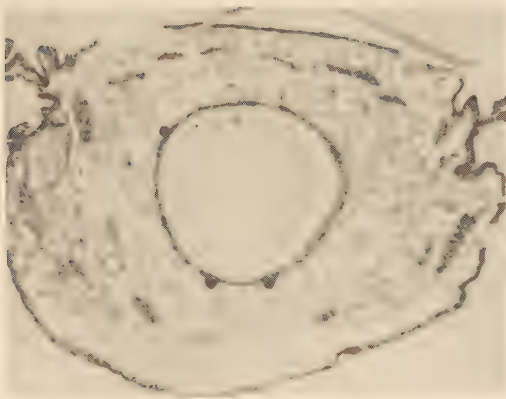


Fig. 25

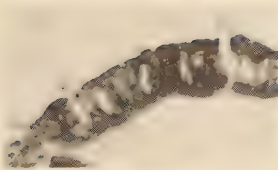


Fig. 28

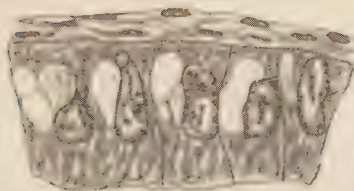


Fig. 29

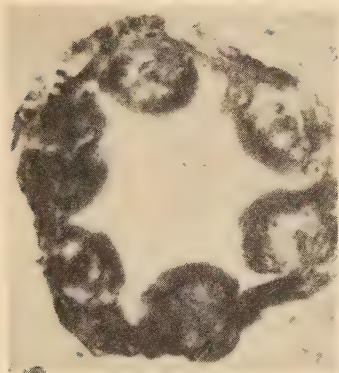


Fig. 30

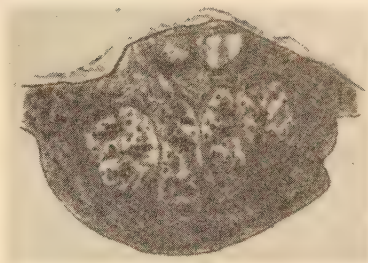


Fig. 31

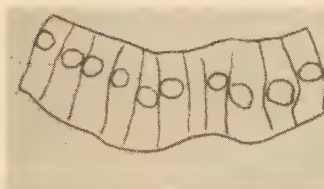


Fig. 32



Fig. 33



Fig. 34



Fig. 35



Fig. 39



Fig. 36



Fig. 38



Fig. 37

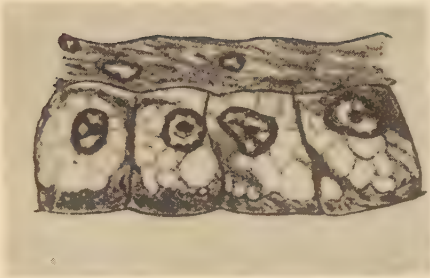


Fig. 40

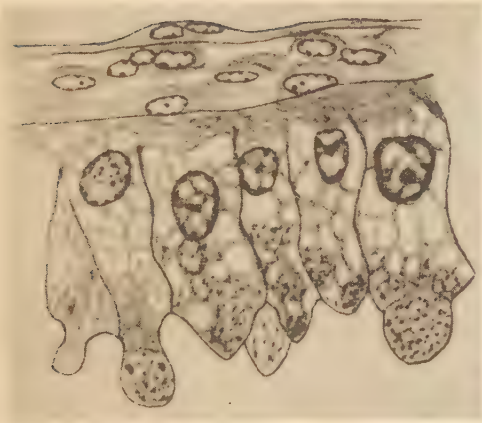


Fig. 41



Fig. 42

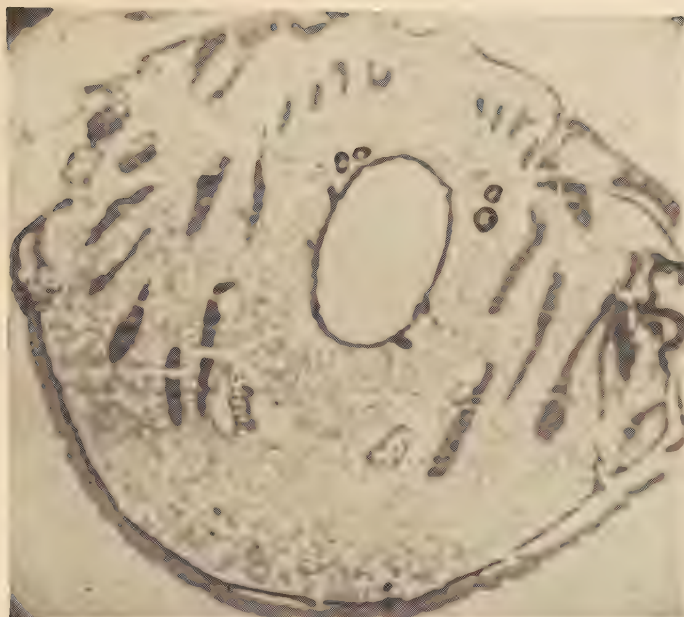


Fig. 43

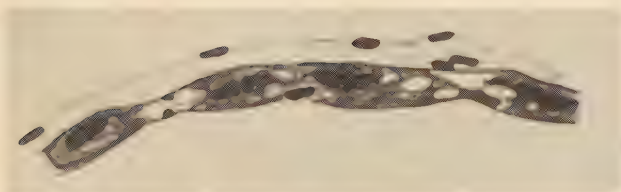


Fig. 44

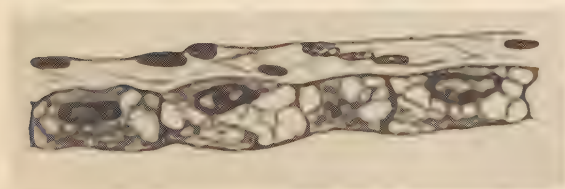


Fig. 45

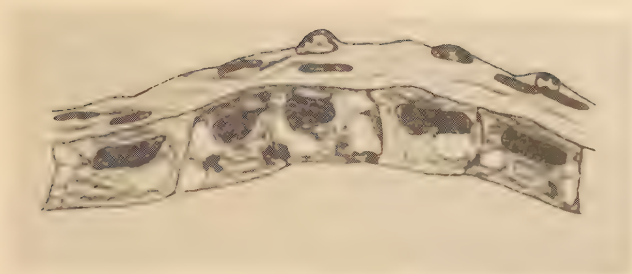


Fig. 46

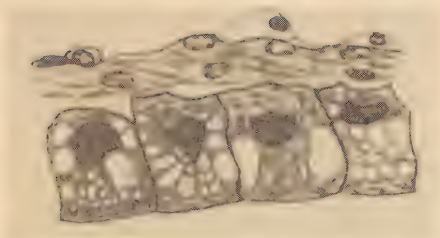


Fig. 47



Fig. 49

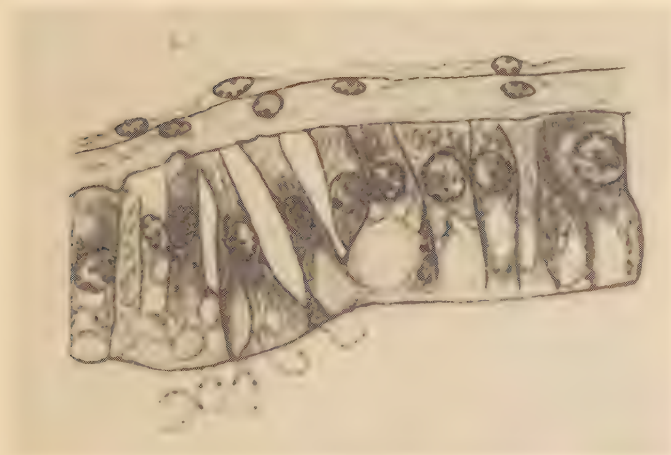


Fig. 48

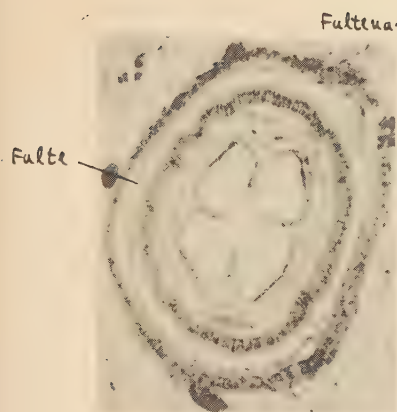


Fig. 50

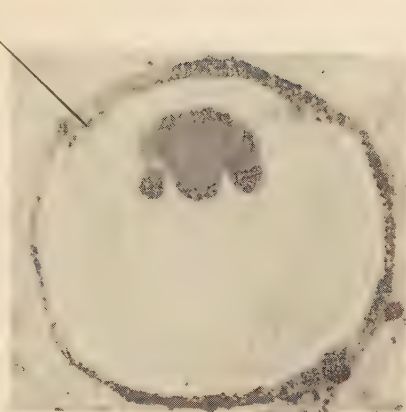


Fig. 51

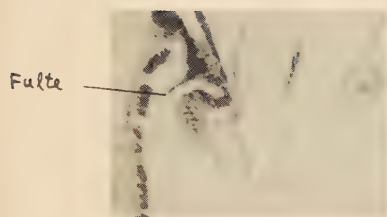


Fig. 54



Fig. 52



Fig. 53



Fig. 55



Fig. 57

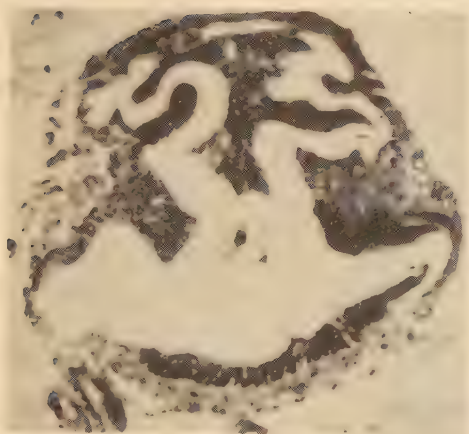


Fig. 56



Fig. 58

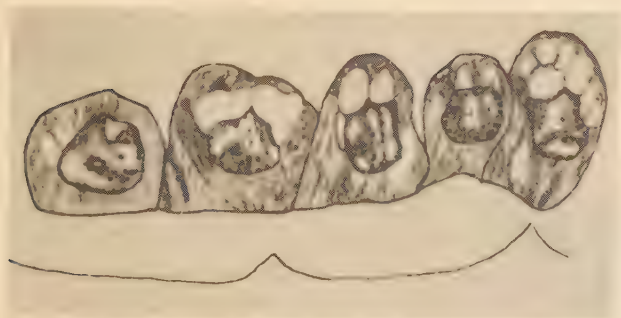


Fig. 59

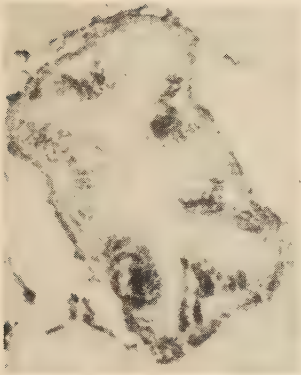


Fig. 61



Fig. 62

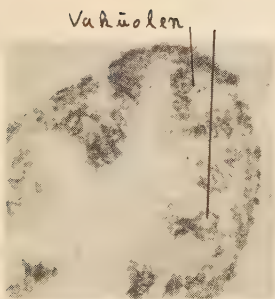


Fig. 60



Fig. 63



Fig. 64



Fig. 65

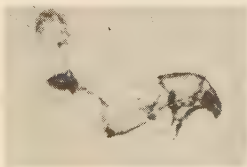


Fig. 66

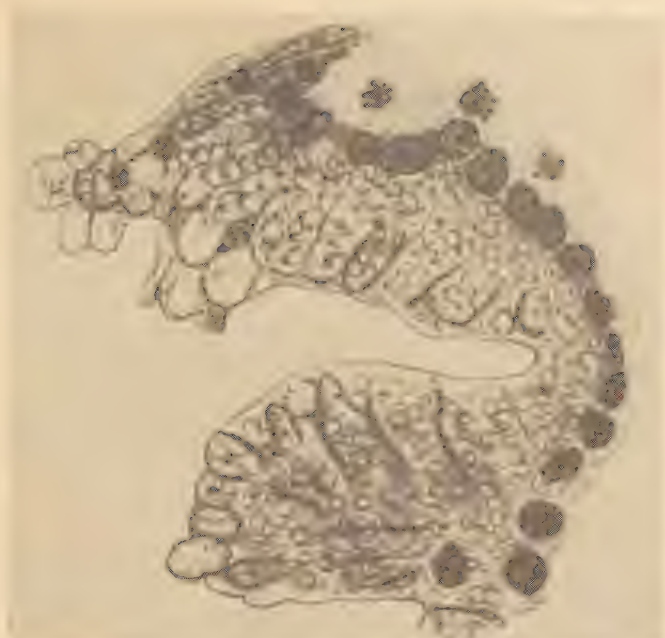


Fig. 68

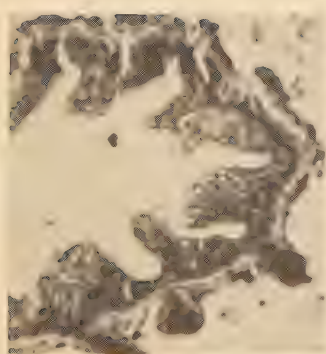


Fig. 67



Fig. 69

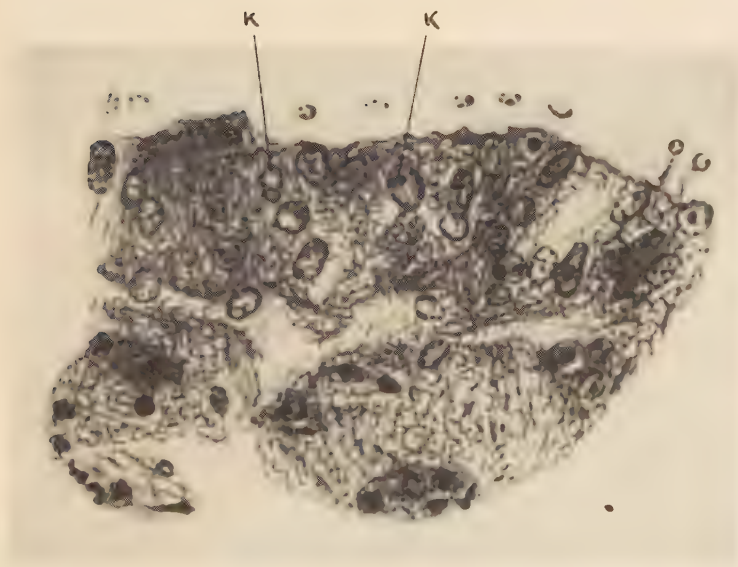
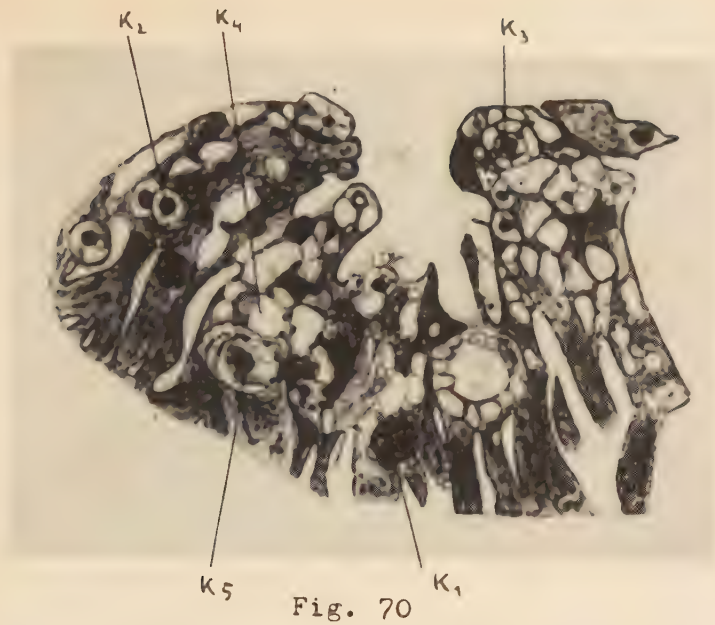


Fig. 72



Fig. 74

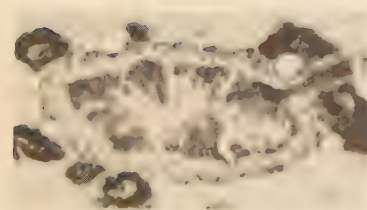


Fig. 71

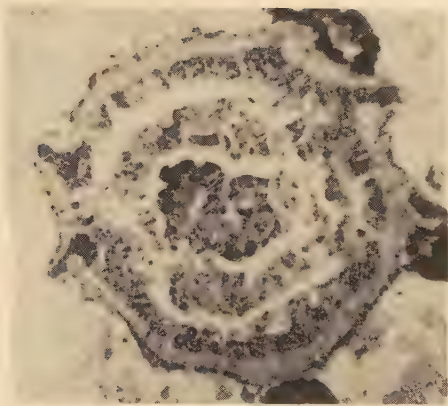


Fig. 75

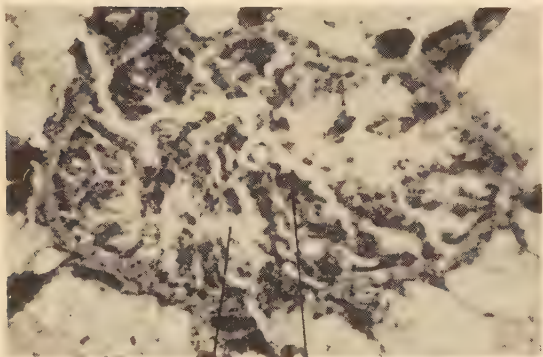


Fig. 73

Z Ue

E

S

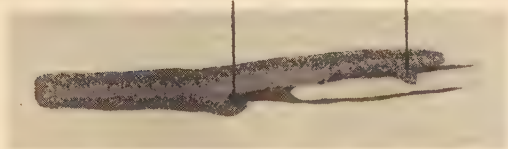


Fig. 76

H

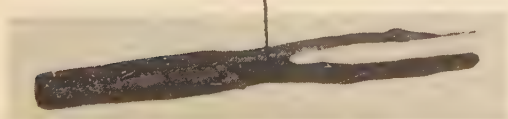


Fig. 77

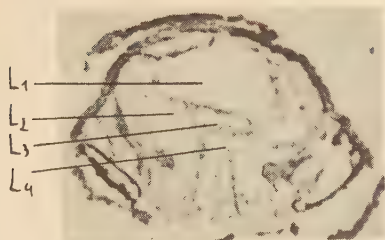


Fig. 78

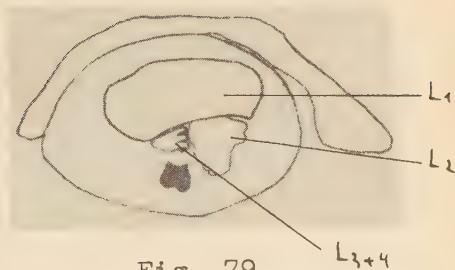


Fig. 79

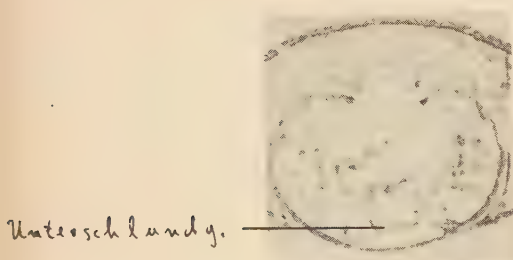


Fig. 80



Fig. 81



Fig. 82 a

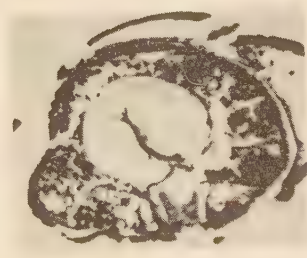


Fig. 82 b

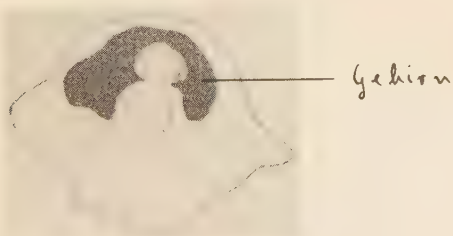


Fig. 83



Fig. 84

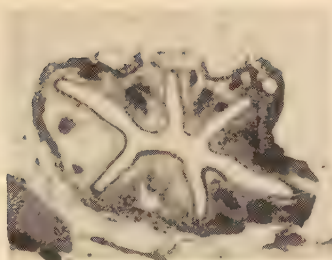


Fig. 88

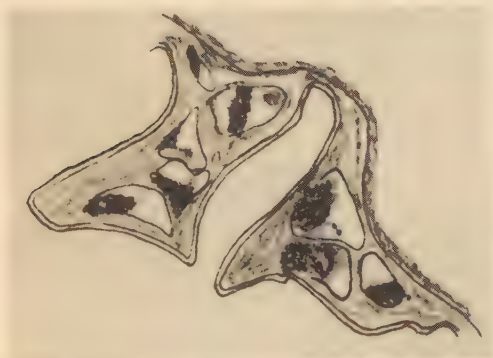


Fig. 86



Fig. 85



Fig. 87

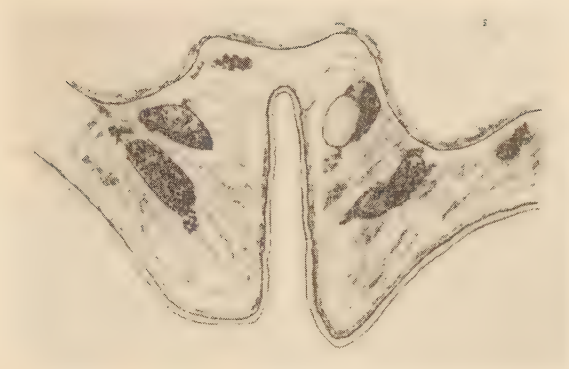


Fig. 89



Fig. 90

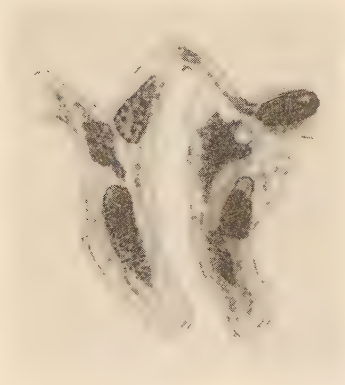


Fig. 91



Erklärung der Abbildungen.

- Fig.12: Darmtotalpräparat einer 14 Tage alten Imago. Die Zahlen geben die Querschnittsebenen an. 13,5 x.
- Fig.13: Mittl. Puppe, Oesophagus quer (12/1). 370 x.
- Fig.14: Teilausschnitt von Fig.13. 1 500 x.
- Fig.15: Mittl. Puppe, Proventrikel quer (12/2). 370 x.
- Fig.16: Teilausschnitt von Fig.15. 1 500 x.
- Fig.17: Mittl. Puppe, Valvula cardiaca quer (12/3). 370 x.
- Fig.18: Teilausschnitt von Fig.17. 1 500 x.
- Fig.19: Mittl. Puppe, Mitteldarm quer (12/4). 1 500 x.
- Fig.20: Mittl. Puppe, Mitteldarm quer (12/4). 1 500 x.
- Fig.21: Mittl. Puppe, Mitteldarm quer (12/5). 1 500 x.
- Fig.22: Mittl. Puppe, Mitteldarm quer (12/6). 1 500 x.
- Fig.23: Mittl. Puppe, Metathorax quer. 78 x.
- Fig.24: Mittl. Puppe, Metathorax quer. 78 x.
- Fig.25: Mittl. Puppe, Mesothorax quer. 78 x.
- Fig.26: Mittl. Puppe, Region der Valvula pylorica quer. 1 500 x.
- Fig.27: Mittl. Puppe, Enddarm quer, 200 n.d. Valv. pylorica-Region. 1 000 x.
- Fig.28: Mittl. Puppe, Enddarm quer (12/8). 370 x.
- Fig.29: Teilausschnitt von Fig.28. 1 000 x.
- Fig.30: Mittl. Puppe, Enddarm quer (12/9). 370 x.
- Fig.31: Teilausschnitt von Fig.30. 1 000 x.
- Fig.32: Mittl. Puppe, Oesophagus quer, Schema. 900 x.
- Fig.33: Imago, Oesophagus quer, Schema. 900 x.
- Fig.34: Alte Puppe, Oesophagus quer (12/1). 370 x.
- Fig.35: Imago, Oesophagus quer (12/1). 1 500 x.
- Fig.36: Imago, Proventrikel quer (12/2). 310 x.
- Fig.37: Teilausschnitt von Fig.36. 1 500 x.
- Fig.38: Imago, Valvula cardiaca quer (12/3). 310 x.
- Fig.39: Teilausschnitt von Fig.38. 1 500 x.
- Fig.40: Alte Puppe, Klasse 1, Mitteldarm quer (12/5). 1 500 x.
- Fig.41: Alte Puppe, Klasse 4, Mitteldarm längs, Prothorax. 1 500 x.
- Fig.42: Alte Puppe, Mitteldarm quer, geschichteter Schleim. 270 x.
- Fig.43: Alte Puppe, Metathorax quer. 78 x.
- Fig.44: Alte Puppe, Klasse 4, Mitteldarm quer (12/6). 1 500 x.
- Fig.45: Alte Puppe, Klasse 4, Mitteldarm quer (12/5). 1 500 x.
- Fig.46: Imago, Klasse 1, Mitteldarm quer (12/5). 1 500 x.
- Fig.47: Wie Fig.46, fortgeschrittene Entwicklung. 1 500 x.
- Fig.48: Imago, Klasse 4, Mitteldarm quer (12/4-5). 1 500 x.
- Fig.49: Imago, Klasse 4, Mitteldarm quer (12/4-5). 370 x.
- Fig.50: Alte Puppe, Klasse 1, Valvula cardiaca quer (12/3). Beachte die Ringfalte (Pfeil). 150 x.
- Fig.51: Mittl. Puppe, Valvula cardiaca quer (12/3). Beachte die wulstartige Anlage der Ringfalte (Pfeil). 150 x.
- Fig.52: Alte Puppe, Klasse 2, Valvula cardiaca längs (12/3). Kuppelförmiger Verlauf der Falte. 150 x.
- Fig.53: Alte Puppe, Klasse 2, Ringfalte längs (wie Fig.52). 600 x.
- Fig.54: Alte Puppe, Klasse 4, Valvula cardiaca längs (12/3). Rückbildung der Ringfalte. 150 x.
- Fig.55: Imago, Klasse 1, Region der Valvula pylorica quer (12/7). 270 x.
- Fig.56: Imago, Klasse 4, Valvula pylorica quer (12/7). 270 x.
- Fig.57: Imago, Klasse 2, Enddarm quer (12/9, v.d. Umbiegung). 270 x.
- Fig.58: Imago, Klasse 1, Enddarm quer (12/9, v.d. Umbiegung). 1 000 x.
- Fig.59: Alte Puppe, Klasse 4, Enddarm quer (12/8). 1 000 x.
- Fig.60: Imago, Klasse 1, Enddarm quer (12/8). 270 x.

- Fig.61: Imago, Klasse 1, Enddarm quer (12/9, n.d.Umbiegung). 270 x.
 Fig.62: Wie Fig.61. 1 000 x.
 Fig.63: Imago, in Laufstellung gestorben (Gruppe 1). 5,8 x.
 Fig.64: Imago, nicht ausgefärbt, Dorsalansicht (Gruppe 2). 5,8 x.
 Fig.65: Imago, während der Häutung gestorben (Gruppe 3). 5,8 x.
 Fig.66: Imago, mit hochgeklapptem Abdomen (Gruppe 4). 5,8 x.
 Fig.67: Imago, Klasse 3-4, Mitteldarm quer (12/5). 370 x.
 Fig.68: Teilausschnitt von Fig.67. 1 500 x.
 Fig.69: Imago, Klasse 1, Mitteldarm quer (12/6). 370 x.
 Fig.70: Teilausschnitt von Fig.69. 1 500 x.
 Fig.71: Imago, Klasse 4, Mitteldarm quer (12/5). 370 x.
 Fig.72: Imago, Klasse 3-4, Mitteldarm quer (12/4). 1 500 x.
 Fig.73: Imago, Klasse 3-4, Mitteldarm quer (12/4). 370 x.
 Fig.74: Teilausschnitt von Fig.73. 1 500 x.
 Fig.75: Imago, Klasse 4, Mitteldarm quer (12/4). 370 x.
 Fig.76: Modell der Darmausstülpungen, Seitenansicht.
 Breite 20 x, Länge 120 x. (Näheres siehe Text).
 Fig.77: Wie Fig.76, Ventralansicht.
 Fig.78: Imago, Klasse 3-4, Kopf quer. 40 x.
 Fig.79: Wie Fig.78, etwas weiter hinten. 40 x.
 Fig.80: Imago, Klasse 1-2, Kopf u. Prothorax in der Region
 der Valv. cardiaca quer. 40 x.
 Fig.81: Wie Fig.80, etwas weiter hinten. 40 x.
 Fig.82: Imago, Klasse 4, Kopf quer; 82a = ca. 35 vor 82b. 40 x.
 Fig.83: Imago, Klasse 1-2, Kopf quer. 40 x.
 Fig.84: Modell der Darmausstülpungen, schwache Schädigung. Der rechte
 Ast führt in den Proventrikel, der linke zur Mundhöhle.
 Breite 20 x, Länge 120 x.
 Fig.85: Imago, Klasse 1, Enddarm quer (12/9, v.d.Umbiegung). 270 x.
 Fig.86: Teilausschnitt von Fig.85. 1 000 x.
 Fig.87: Imago, Klasse 1, Enddarm quer (12/8). 1 000 x.
 Fig.88: Imago, Klasse 1, Enddarm quer (12/9, n.d.Umbiegung). 270 x.
 Fig.89: Teilausschnitt von Fig.88. 1 000 x.
 Fig.90: Imago, Klasse 4, Enddarm quer (12/8). 1 000 x.
 Fig.91: Imago, Klasse 4, Enddarm quer (12/9, v.d.Umbiegung). 1 000 x.

Alle Tiere zu den Fig.63 - 91 carnitinunterdosiert aufgezogen.

Lebenslauf.

Am 5. Mai 1931 wurde ich, Eckhard Maria Peter Eberhard Naton, als Sohn des Major a.D. Dr. Ing. Günther Naton aus Hindenburg O/S und seiner Ehefrau Martha, geb. May zu Köln geboren. Ich besuchte die Volksschule und das Ernst-Moritz-Arndt-Gymnasium in Berlin und von April 1943 bis Januar 1945 das Hindenburg-Gymnasium in Beuthen O/S. Nach meiner Flucht aus Oberschlesien besuchte ich bis Juni 1949 den humanistischen Zweig der Peter-Henfling-Oberrealschule in Meiningen/Thür. und danach bis 1951 das Theresien-Gymnasium in München, wo ich das Reifezeugnis erhielt. Seit dem Wintersemester 1951/52 studiere ich an der Ludwig-Maximilians-Universität zu München die Fächer Zoologie, Botanik, Paläontologie, Geographie, Chemie und Philosophie, wo ich auch im Herbst 1954 die Vorwegprüfung in Philosophie für Kandidaten des höheren Lehramtes absolvierte.

